

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Základní geologie



Bc. Vojtěch Rychnovský

Revize druhů *Lepidodendron lycopodioides* a *L. selaginoides* z českého karbonu
Revision of *Lepidodendron lycopodioides* and *L. selaginoides* from Czech
Carboniferous

Diplomová práce

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Stanislav Opluštil Ph.D.
Konzultant závěrečné práce: Mgr. Milan Libertín, Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 6. 5. 2013

Rychnovský Vojtěch

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval několika kolegům, bez jejichž pomoci by tato práce jen těžko vznikla. Především bych chtěl velmi poděkovat svému vedoucímu práce Doc. RNDr. Stanislavu Opluštilovi, Ph.D. za odborné vedení, poskytnutí literatury, věnovaný čas, trpělivost a mnoho dalšího, při zpracovávání této diplomové práce. Dále děkuji svému konzultantovi Mgr. Milanovi Libertínovi, Ph.D. za bezproblémové zpřístupnění materiálu uloženého ve sbírkách Národního Muzea v Praze a mnoho dalších užitečných připomínek a věnovaného času. Také bych chtěl poděkovat RNDr. Josefovi Pšeničkovi, Ph.D. za zpřístupnění sbírky v Západočeském muzeu v Plzni a RNDr. Jiřímu Kvačkovi, CSc. za pomoc při hledání publikací do revidované synonymiky. Na závěr bych chtěl poděkovat bratrovi Ing. arch. Ondřejovi Rychnovskému za poskytnutí moderních architektonických programů a zaučení v nich, bez nichž by tato moderní morfometrická analýza včetně rekonstrukcí nešla zhotovit.

Abstrakt

Cílem práce je revize typové kolekce dvou blízkých druhů stromovitých karbonských plavuní *Lepidodendron lycopodioides* a *Lepidodendron selaginoides*. Oba druhy jsou v literatuře často zaměňovány vzhledem k jejich nejasné definici. Oba druhy byly studovány morfometricky, což umožnilo jejich redefinici na základě morfologických znaků. Součástí revize obou druhů je nová diagnóza. V souladu s Mezinárodním botanickým kódem bylo řešeno použití stávajících jmen obou druhů.

Pomocí morfometrické analýzy byly podrobně popsány změny různých parametrů v průběhu ontogenetického vývoje druhů *L. lycopodioides* a *L. selaginoides* a oba druhy byly znovu nadefinovány.

Klíčová slova: *Lepidodendron lycopodioides*, *Lepidodendron selaginoides*, pennsylvan, vnitrosudetská pánev, radnická pánev, morfometrická analýza.

Abstract

The diploma thesis is focused on revision of the type collection of two similar arborescent Carboniferous lycopside *Lepidodendron lycopodioides* and *Lepidodendron selaginoides*. Both species are often misinterpreted in the literature due to their obscure definition by Sternberg. Both species were revised morphometrically, allowing for their redefinition based on morphological characters. The emended diagnosis of both species is provided. Using of existing names of the species was solved in accordance with the International botanical code.

Changes in various parametres during ontogenetic development of *L. lycopodioides* and *L. selaginoides* were described in detail by using morphometric analysis and both species were redefined.

Klíčová slova: *Lepidodendron lycopodioides*, *Lepidodendron selaginoides*, pennsylvan, Intra-Sudetic Basin, Radnice Basin, morphometric analysis.

Obsah

ÚVOD.....	7
1 CÉVNATÉ ROSTLINY.....	8
1.1 Polysporangiophyta.....	8
1.2 Rostliny cévnaté (Tracheophyta)	8
1.2.1 Dělení cévnatých rostlin.....	9
2 PLAVUŇOVITÉ ROSTLINY (LYCOPODIOPHYTA NEBOLI LYCOPHYTA).....	10
2.1 Lepidodendrales	11
2.1.1 Vegetativní funkce	11
2.1.2 Reprodukční biologie	20
2.2 Diverzita a vymírání stromovitých plavuní	25
3 ZÁSTUPCI LEPIDODENDRALES Z OBDOBÍ PENNSYLVANU.....	29
3.1 Lepidodendron a Lepidophloios.....	30
3.2 Synchronidendron a Diaphorodendron	31
3.3 Paralycopodites.....	32
3.4 Sigillaria	32
4 SVRCHNOPALEOZOICKÉ LIMNICKÉ PÁNVE.....	34
4.1 Středočeské a západočeské svrchnopaleozoické pánve.....	34
5.1.1 Kladenské souvrství.....	35
4.2 Svrchnopaleozoické pánve lužické oblasti.....	36
4.2.1 Žacléřské souvrství.....	37
5 METODIKA PRÁCE A MATERIÁL	39
6 SYSTEMATICKÁ ČÁST.....	41
7 SROVNÁNÍ DRUHŮ LEPIDODENDRON LYCOPODIOIDES A L. SELAGINOIDES.....	85
8 SROVNÁNÍ L. LYCOPODIOIDES S PODOBNÝMI DRUHY	96
ZÁVĚR.....	99
FOTOGRAFICKÉ TABULE.....	100
VÝSTUP MĚŘENÍ (DVD).....	107
SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ	108

Úvod

Diplomová práce na téma „Revize druhů *L. lycopodioides* a *L. selaginoides* z českého karbonu“ představuje první moderní revizi lepidodendronů po téměř dvou stoletích, která je založena především na přesných morfometrických měřeních a detailním studiu morfologie těchto druhů. Hrabě Šternberk v roce 1820-38 definoval kolekci, na základě níž popsal jednotlivé rostlinné druhy. V tomto díle sloučil dohromady dva odlišné biologické druhy *Lepidodendron lycopodioides* a *L. selaginoides* tak, že k jednomu druhu přiřadil dva biologicky zcela odlišné druhy. Tato práce tedy vznikla za účelem oba druhy znovu správně redefinovat a dále vyřešit nomenklatorický problém označení nově redefinovaných druhů.

1 Cévnaté rostliny

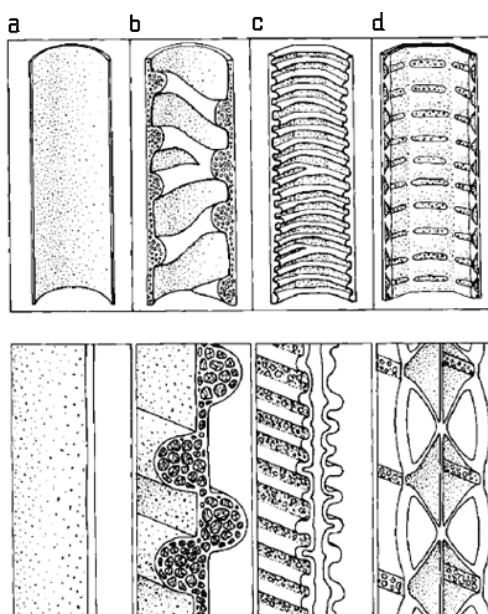
1.1 Polysporangiophyta

Tento termín označuje všechny suchozemské rostliny (*embryophyta*) vyjma mechorostů (*bryophyta*). Do této skupiny patří rostliny cévnaté (*tracheophyta*), od nichž se zbývající část skupiny odlišuje cévními svazky (vodivé buňky bez výztuží, výjimečně s náznaky kruhovitých ztlustlin, obr. 1a). Tato část rostlin byla závislá na vnitřním napětí buněk (turgoru), které je udrží ve vzpřímené poloze (Kenrick a Crane 1997a, 1997b).

1.2 Rostliny cévnaté (*Tracheophyta*)

Představují suchozemskou skupinu rostlin (pomineme-li skutečnost, že některé druhy se zpětně vrátily do vodního prostředí), která je charakteristická dobře vyvinutými vodivými pletivy (odtud název cévnaté) (Nickrent a kol., 2000).

První vodivé svazky (obr. 1b) se objevily u oddělení *rhyniophyta* (třída *rhyniopsida*), které patří do cévnatých rostlin s. l. (*tracheophyta*). Více odolné buněčné stěny (obr. 1c) se vyskytují u vlastních cévnatých rostlin (*eutracheophyta*). Vodivá pletiva typu P (obr. 1d) jsou charakteristická pro oddělení *trimerophytophyta* (Kenrick a Crane, 1977b).



Obr. 1 Podélný řez buňkou a) vodivé elementy bez výztuží, b) S-typ (tracheidám podobné elementy, kruhové vyztužení stěny, houbovitě porézní), c) G-typ (pravé tracheidy, dvouvrstevná stěna), d) P-typ (až dvůrkatý) (Kenrick a Crane, 1997b)

1.2.1 Dělení cévnatých rostlin

Cévnaté rostliny se dělí na základě pravých listů, které se vyvinuly nejméně dvakrát v evoluci rostlin (Taylor a Taylor, 2009).

2.2.1.1 Mikrofylní linie

Mikrofylní linie se oddělila od ostatních listů cévnatých rostlin (megafylů). Mikrofyly zřejmě vznikly vývojem z vychlípenin pokožky – enací (enační teorie), kdy postupně docházelo k plné vaskularizaci celých mikrofylů (Taylor a Taylor, 1993). Podle jiné teorie se mohly mikrofyly vyvinout redukcí dichotomicky větvených bočních listovitých přívěšků (Kenrick a Crane, 1997a). Mikrofyly představují synapomorfie plavuňovitých rostlin. Obecně jsou malé, s výjimkou některých zaniklých stromovitých plavuní, které mají listy veliké až několik dm. Z morfologického pohledu je hlavním znakem mikrofylů extrémní jednoduchost stavby a pravděpodobně primitivní cévní systém. Tato žilka se odděluje z okraje stéle a táhne se jako nevětvená střední žilka listem. Důležité je, že po oddělení listu ve stéle nezůstává žádné přerušení (DiMichele a Skog, 1992; Bateman a kol., 1998).

2.2.1.2 Megafylní linie

Megafyly se vyvinuly z rozvětvených systémů a obecně mají složitější cévy. Po oddělení listu zůstává ve stéle přerušení. V kontrastu s názvem může být to, že ne všechny megafylní listy jsou velké. Všechny skupiny cévnatých rostlin, kromě plavuňovitých, mají megafyly (Galtier, 2010).

2 Plavuňovité rostliny (*Lycopodiophyta* neboli *Lycophyta*)

Plavuňovité rostliny jsou cévnaté výtrusné primárně mikrofylní rostliny. Listy vznikly z enafylů z oddělení *zosterophyllophyta* tak, že do nich pronikla žilka ze stélé (Taylor a Taylor, 1993). V současné době je dostupná celá řada důkazů, které naznačují jejich příbuznost (Gensel a Berry, 2001; Kotyk a kol., 2002). Plavuně jsou monofyletické a tvoří bazální část v rámci cévnatých rostlin (Bateman, 1996), spolu se *zosterophyllophyty* tvoří klad „*Lycophytina*“ (Kenrick a Crane, 1997a) obsazující v průběhu devonu stejná stanoviště (Gensel, 1992).

Mezi obecné charakteristiky plavuňovitých rostlin patří mikrofylní listy, u některých zástupců je v paždí listů vyvinuta ligula čili pajazýček (jazýček). Sporangia (výtrusnice) nasedají jednotlivě na stonek, většinou v paždí listů – sporofylů, které zpravidla tvoří jednoduché šištice. Ve stonku je vyvinuto protostélé, sifonostélé až plektostélé, někdy druhotně tloustnou (DiMichele a Skog, 1992; Bateman a kol., 1998).

Ve většině případů sporofyt produkuje pouze jeden typ spor a tyto rostliny jsou proto považovány za homosporní. U některých plavuňovitých rostlin jsou dva typy spor (heterosporní), odlišují se vzhledově i funkčně. Malé výtrusy (mikrospory, vyvinuté v mikrosporangiu na mikrosporofylech) produkovaly mužský gametofyt. Megaspory nebo makrospory (vyvinuté v megasporangiu na megasporofylech) produkují samičí gametofyt. Žijící heterosporní plavuňovité rostliny produkují oba typy spor ve stejné šištici (bisporangiátní), u heterosporních fosilních zástupců byly mikrospory a megaspory produkovány ve stejné nebo odlišné šištici (monosporangiátní) (Taylor a Taylor, 2009).

Během karbonu vidíme u některých plavuní postupný přechod makrosporangia až k primitivnímu semenu. V počátku se v makrosporangiu zmenšuje počet makrospor, z jedné mateřské buňky vznikají čtyři spory čili výtrusy, tzv. tetrády. Redukcí počtu makrospor zbyly v makrosporangiu postupně jen čtyři velké spory, z nichž se jedna zvětšuje, ostatní naopak zakrňují, až z nich zbývají jakési nefunkční (abortivní) zakrnělé části, připevněné k jednomu konci zvětšené makrospory. Ta pak zcela vyplňuje makrosporangium a vzniká tak primitivní semeno (Stubblefield a Rothwell, 1981).

Plavuně tvoří třídu obsahující sedm řádů (*Drepanophycales*, *Protolpidodendrales*, *Lepidodendrales*, *Lycopodiales*, *Selaginellales*, *Pleuromeiales* a *Isoetales*), je však několik záhadných forem, které nezapadají přesně do této klasifikace. Tyto rody můžeme rozdělit do dvou skupin podle charakteru spor a (ne)přítomnosti liguly. Do první skupiny isosporické eligulátní (homosporní, spory nejsou rozlišeny morfologicky ani pohlavně, bez liguly) patří

dva primitivní vymřelé řády *Drepanohlycales* (devon) a *Protolepidodendrales* (devon-mississipp; vyjma homosporního rodu *Lecreqia* mající ligulu) a dále žijící řád *Lycopodiales* (pennsylvan-recent). Do druhé skupiny heterosporické ligulátní (spory rozlišeny morfologicky i pohlavně na malé samčí mikrospory a velké samičí megaspory, mají ligulu) patří vymřelé řády *Lepidodendrales* (devon-perm) a *Pleuromeiales* (trias-křída) a žijící řády *Selaginellales* (pennsylvan-recent) a *Isoetales* (vyšší devon-recent) (Taylor a Taylor, 2009).

2.1 *Lepidodendrales*

Řád *Lepidodendrales* zahrnuje stromovité (arborescentní) plavuně, které tvořily dominantu karbonské krajiny v období westphalu. Zástupci této skupiny se významnou měrou podíleli na tvorbě karbonské tropické rašeliny, dnes přeměněné v uhelné sloje. Odhaduje se, že až 70 % z biomasy westphalských uhlotvorných močálů Eurameriky bylo produkováno právě zástupci *Lepidodendrales* (DiMichele a kol., 1985). Ke konci westphalu se jejich počet výrazně snižoval a ve stephanu je těmto rostlinám přisuzováno pouze přibližně 5 % produkce biomasy (Kerp, 2000). Koncem westphalu většina stromovitých plavuní v Evropě a Severní Americe vymírá a jejich místo obsazují stromovité kapradiny. Nicméně v malých populacích přežívají stromovité plavuně až do středního permu (Taylor a Taylor, 2009).

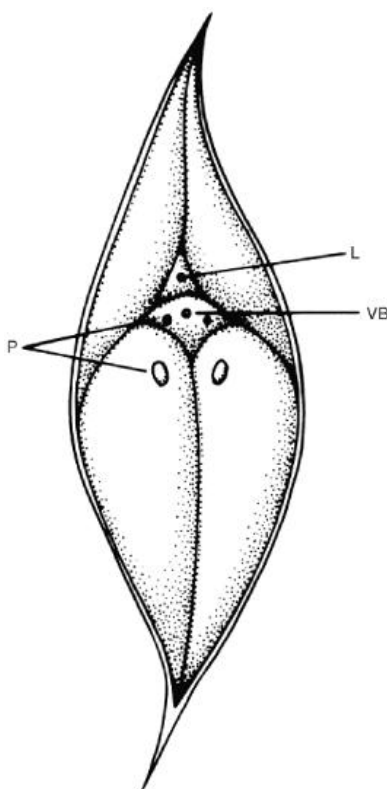
Zástupci tohoto řádu jsou ligulátní a jsou charakterizovány sekundárním xylémem (deuteroxylém), rozsáhlým peridermálním vývojem (sekundární krycí pletivo), třívrstvou kůrou, spirálovitě uspořádanými kořenovitými přívěsky (apendices) s jedním hlavním cévním svazkem, dále jsou charakterizovány jednou funkční megasporou ve sporangiu, která je oplodněna v rámci sporangia (DiMichele a Bateman, 1996).

2.1.1 *Vegetativní funkce*

3.1.1.1 *Povrch kmene a listové báze*

U nejčastějších fosilií lepidodender se setkáváme s mírně asymetrickými, více či méně kosodélníkovými listovými polštářky (obr. 2). Listový polštárek ve skutečnosti představuje rozšířenou listovou bázi, kterou po sobě zanechal odpadající list. Listová báze je rozšířená, protože odpadávání listu neproběhlo v jedné rovině s povrchem stonku. Horní a dolní část polštářku svírá ostré úhly, laterální úhly jsou tupé a obvykle více zaoblené. Jizva zanechaná listem lepidodendronu je mírně nad středem polštářku a bývá v obrysu eliptická nebo kosočtverečná (obr. 2). Na listovém polštářku je patrná jizva listová (ve střední části) s prostřední stopou po svazku cévním, jenž vcházel do listu a po dvou svazcích vzdušného

pletiva (parenchymatická tkáň), nazývané parichnos (obr. 2). Tato tkáň vzniká v kůře a pokračuje dvěma drážkami na abaxiální (spodní) povrch listu. Parichnos zajišťuje provzdušňování tkání uvnitř kmene. Kromě toho jsou na povrchu polštářků lepidodender další dva kanálky (infrafoliární parichnos) umístěné těsně pod listovou jizvou, které však chybí u zástupců čeledi *Diaphorodendraceae*, kde je parichnos pouze na listové jizvě. Na listovém polštářku je patrný svislý hřbítek táhnoucí se od listové jizvy po dolní hranici listové báze. Na mnoha vzorcích jdou napříč svislé čáry boční vrásky (striace). Původně se předpokládalo, že tyto vrásky jsou druhovými znaky. Nyní je zřejmé, že jsou výsledkem růstu sekundárních tkání stonku. Těsně nad listovou jizvou je vtisk reprezentující vyústění pajazýčku (– liguly).



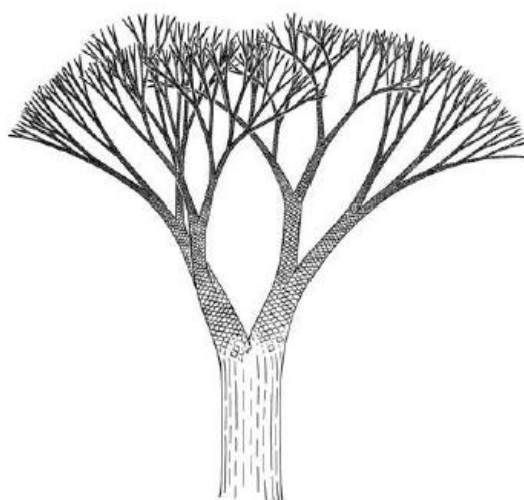
Obr. 2 Listová báze rodu *Lepidodendron* podle Taylor a Taylor (1993). L: ligula, P: parichnos, VB: cévní svazek (vascular-bundle scar)

Dalším rodem stromovitých plavuní je *Lepidophloios* (Wang, 2007) (původně hláskováno *Lepidofloyos*; Sternberg, 1825), který se vyskytoval v uhelných bažinách karbonu spolu s lepidodendrony (DiMichele, 1979a). Rod *Lepidophloios* (*Lepidodendraceae*) byl pravděpodobně o něco menší (obr. 3), ale obecně jeho vlastnosti jsou podobné rodu *Lepidodendron*.

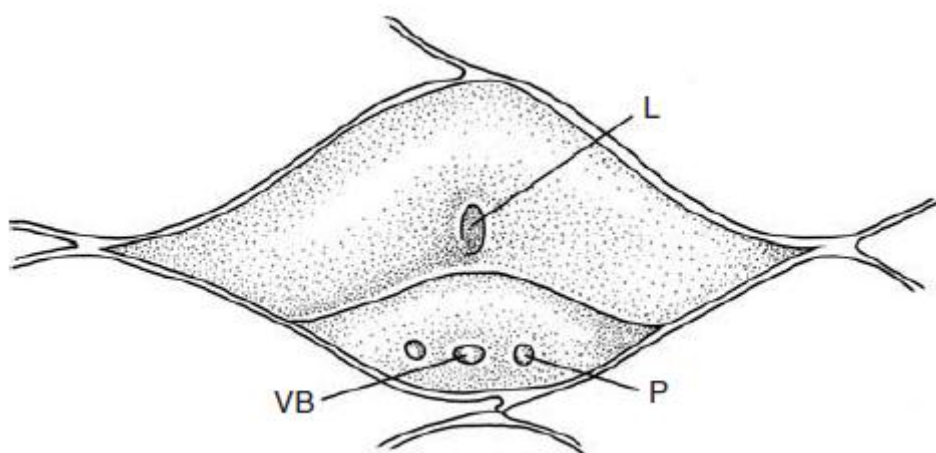
Hlavní rozdíl mezi oběma rody je v bázi listů. U lepidophloiosů jsou báze listů širší než vyšší (obr. 4). List zanechal svojí jizvu ve spodní třetině listového polštářku. Parichnos a

cévní svazek jsou jako u *lepidodendronu*, ale infrafoliární parichnos listové báze není přítomen. *Lepidophloios* byl ligulátní s ligulou připojenou těsně nad listovou jizvou.

Mnoho exemplářů rodu *Lepidophloios* má na povrchu kmene kulaté až eliptické jizvy o průměru až několika centimetrů. Někteří autoři je považuje za jizvy po odpadlých vegetativních větvích, jiní za větve nesoucí šištice, ev. stopy po odpadlých šišticích. Stonky se šroubovitě uspořádanými jizvami tohoto typu dostaly rodové jméno *Halonia*, větší kruhové jizvy uspořádané ve vertikálních řadách se nazývají *Ulodendron* (Taylor a Taylor, 2009).



Obr. 3 Rekonstrukce druhu *Lepidophloios hallii* (pennsylvan), (DiMichele, 1979a)



Obr. 4 Listová báze rodu *Lepidophloios*. L: ligula, P: parichnos, VB: cévní svazek (Taylor a Taylor, 1993)

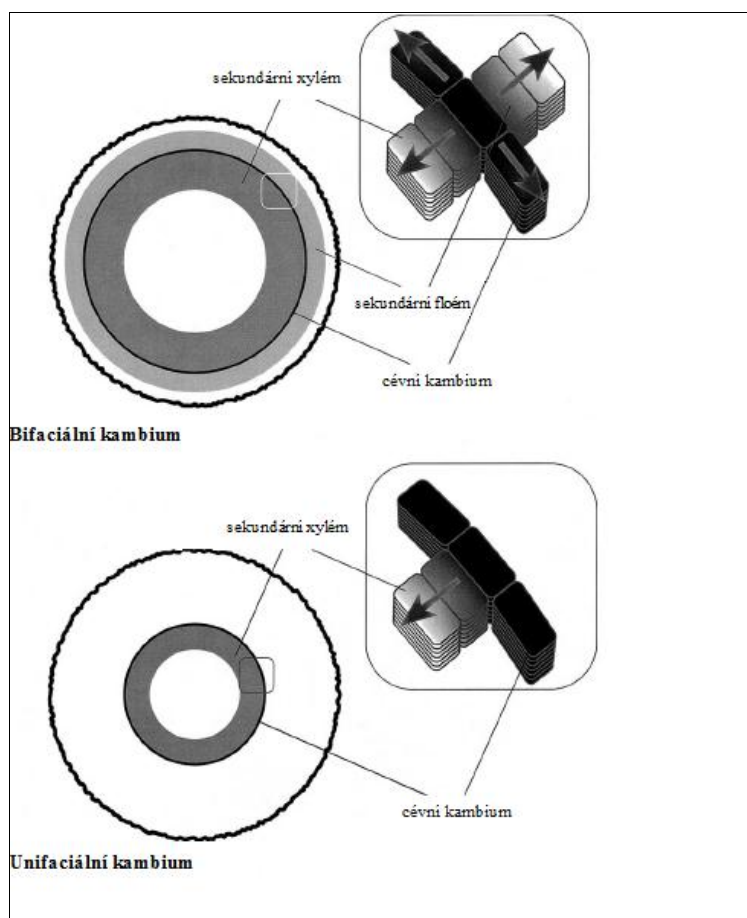
2.1.1.2 Anatomie kmene

Druhy rodu *Diaphorodendron* byly vymezeny na základě anatomické stavby kmene. Jsou relativně hojné v dolomitických konkrecích v Severní Americe (DiMichele, 1979b). Mnoho „druhů“ lepidodendronů, diaphorodendronů a lepidophloiosů mohou představovat různé vývojové fáze jednoho druhu. Jejich osy mohou být protostélkové (*Diaphorodendron*) se smíšenou dřevní nebo mohou být sifonostélkové (*Diaphorodendron* a *Lepidodendron*). Protostélkové kmeny (např. u druhu *L. pettycurense* z mississippu Skotska) se skládají z centrálního svazku primárního xylému obklopeného úzkým kruhem protoxylému, který je zpětně obklopený sekundárním xylémem (Kidston, 1907). V kmenech se smíšenou dřevní jsou parenchymatické buňky v centru promíchány s tracheidami. Cévice mají tvar spíše krátké a zavalité parenchymatické buňky (rozdíl od typických vodivých pletiv). Smíšenou dřevní obklopuje úzký pás metaxylémových cévic se skalariformními ztlustěninami (sekundární ztlustění stěny připomínající žebřík, příčné pruhy), protoxylém se vyskytuje na okraji metaxylému. V průřezu je vnější okraj primárního xylému vroubkovaný vzhledem k velkému množství protoxylémových hřebítků. U většiny členů je zrání primárního xylému exarchní (dostředivé, centripetální) (Taylor a Taylor, 2009).

Primární xylém u stromovitých plavuní může být obklopen zónou sekundárního xylému, který dosahuje maximální mocnosti několik centimetrů. Na rozdíl od dnešních stromů tvoří sekundární xylém u stromovitých plavuní jen malý podíl průměru kmene. Stromovité plavuně jsou naopak charakteristické rozsáhlým vývojem peridermu (sekundární krycí pletivo), který je primárně zodpovědný za jejich obrovské kmeny. Jak primární tak sekundární xylém má skalariformní tracheidy s charakteristickými Wiliamsovými striacemi (jemná vlákna rozšířená mezi skalariformními ztlustěninami u některých cévic fosilních plavuní, někdy nazývané fimbrily). Tyto fimbrily mají charakteristiku dřeva u stromovitých plavuní, ale podobné znaky jsou i u bylinných plavuní (Wilder, 1970; Schneider a Carlquist, 2000a, b) a jsou považovány za znak typický pro všechny plavuně (DiMichele a Bateman, 1996).

Vně sekundárního xylému je zóna tenkostěnných buněk tvořící cévní kambium (produkuje sekundární pletiva vodivá). Na rozdíl od bifaciálního (oboustranného) kambia (obr. 5), kde se buňky dělí a produkují deriváty dostředivě i odstředivě (z derivátů produkovaných dostředivě se posléze diferencuje deuterxylém, z derivátů produkovaných odstředivě deuterofloém, přičemž produkce do středu je podstatně vyšší), typického pro semenné rostliny (Eggert 1961, 1962; Cichan a Taylor 1990), je cévní kambium u

lepidodender jednofaciální (unifaciální) (obr. 5) vytvářející sekundární xylém (deuteroxylém) jen na vnitřní straně (exarchní xylém) (Eggert a Kanemoto, 1977). U rodů *Diaphorodendron* a *Lepidodendron* je floém oddělen od sekundárního xylému prstencem tenkostěnných buněk nazývaných parenchymatický plášť. Směrem ve vnějším směru je parenchymatický plášť tvořen sítkovými elementy (obecný termín pro specializované buňky provádějící fotosyntézu) střídající se s proužky (pásky) floému. Název pochází od četných perforací jejich buněčných stěn. Tyto perforace nejsou ve stěnách rozptýleny jednotlivě, ale sdružují se do políček vzhledem připomínající sítko (Taylor a Taylor, 2009).



Obr. 5 Rozdíly mezi bifaciálním kambiem a unifaciálním kambiem, upraveno, Donoghue (2005)

2.1.1.3 Korové tkáně

Kůra plavuní je obvykle rozdělena do 3 zón, vnitřní, střední a vnější, jež jsou definovány na základě typu buněk. Vnitřní zóna kůry je nejužší. Tvoří ji malé isodermatické (tj. mají všechny rozměry více méně stejné, mohou však být i protáhlé, laločnaté, paprscité apod.) parenchymatické buňky. Shluky buněk s tmavým obsahem jsou považovány za sekreční. Střední kůra je rozsáhlejší a je tvořena velkými parenchymatickými buňkami. U mladších

kmenů je tato zóna typická lakunami (plynné mezibuněčné komory typické pro rostliny vázané na mokřadní prostředí), které jsou radiálně (paprsčitě) protáhlé. U vývojově starších kmenů není střední kůra zachována s výjimkou několika parenchymatických buněk podél vnitřních a vnějších okrajů. Buňky vnější kůry mají o něco silnější stěny a na první pohled připomínají kolenchymatické buňky. U některých druhů může být tato zóna odlišena podélně orientovanými anastomózními (větvicími se a opětovně se spojujícími) pásy vláken (Taylor a Taylor, 2009).

Sekundární krycí pletivo (periderm) je produkováno ve vnější kůře laterálním meristémem felogenem (korkové kambium), vznikající z meristematických parenchymatických buněk. Jak již bylo řečeno, periderm výrazně přispívá k masivitě průměru kmene, jehož dokladem jsou rozsáhlé masivní kusy v dolomitických konkrecích. *Diaphorodendron* má periderm dvoupásmový (bizonátní), s rozdělením na vnitřní (feloderm) a vnější zónu (felém). Felogen, felém a feloderm tvoří dohromady periderm. Vnitřní zóna se skládá ze střídajících se tlustostěnných a tenkostěnných buněk, vnější zóna je homogenní a obsahuje buňky s tmavým obsahem. *Lepidodendron* se vyznačuje masivním peridermem, který může být homogenní nebo bizonátní a není zřejmě rozdělen na vnější a vnitřní zónu (DiMichele, 1985). Laterální meristém felogen produkoval u stromovitých plavuní relativně malé množství felému směrem vně a větší množství felodermu směrem dovnitř, protiklad většiny semenných rostlin. U některých lepidodender je periderm složitější a skládá se ze tří typů buněk: (1) tlustostěnných osově prodloužených vláken; (2) radiálních řad komůrkovitých buněk oddělených příčnými stěnami; (3) sekrečních buněk uspořádaných ve vlnových svazcích, které mají v průřezu vzhled růstových prstenců.

Periderm u plavuní vzniká několika způsoby. Některé osy vykazují sled tangenciálních pásů dělivých tkání v různých hloubkách kůry, z čehož se usuzuje, že vnější korová vrstva se dělí a produkuje radiálně orientované soubory buněk po nějakou dobu. Vzhledem k tomu, že každá skupina meristematických buněk ukončí dělení, postupně hlubší kortikální buňky se stávají meristematickými a pokračují v procesu produkce peridermu. Přítomnost krátkých malých peridermálních buněk jak v kmeni, tak v podzemí podporuje tento proces vývoje (Eggert, 1961).

Vnější povrch stromovitých plavuní není jediným povrchem, který se zachovává jako fosilie. Vrstevnatá stavba kůry a produkce velkého množství relativně tenkostěnného peridermu vede k druhotnému tloušťnutí kmene a přispívá k odpadávání (dekortikaci) svrchních vrstev kůry. Kůra se tedy ve spodní části kmene odlupovala podle různě hlubokých vrstev. Takové zkameněliny označujeme jako dekortikáty.

Jedno z nejběžnějších dekortikačních stádií je *Knorria* – jméno použité pro kmeny, kde jsou téměř všechna pletiva, externě až ke xylému, ztracena (někdy dokonce i stélé). *Knorria* představuje něco jako výlitek (trojrozměrný typ zachování představující negativní otisk rostliny) a pro tento název jsou charakteristické nepravidelné podélně orientované hřbítky. Hřbítky reprezentují sedimentární výplň cévních svazků (parichnos). Tyto výlitky jsou známy nejen u rodu *Lepidodendron*, ale také u rodů *Bothrodendron* a *Jurinodendron* a řady dalších (Hirmer, 1927).

2.1.1.4 Vývoj kmene

Eggert (1961) využil velkého množství permineralizovaných os různého průměru s různým podílem primárních a sekundárních pletiv k rekonstrukci ontogenetických (růstových) stádií těchto rostlin.

U těchto stromovitých typů svrchní část osy obsahuje veliké sifonostélé, které je charakterizováno širokou dřevní obklopenou silnou zónou primárního xylému. Vzhledem k tomu, že juvenilní stadia vykazují pouze malé protostélé, muselo docházet ke změně konfigurace z protostélíckého stavu do sifonostélíckého přítomného v hlavním kmeni v průběhu růstu. Tato počáteční expanze primárního těla během raného růstu se nazývá epidogeneze (typ růstu, jehož výsledkem je neustálé zvyšování průměru primárního xylému na bázi rostlinných orgánů). Relativně nezralá rostlina má rozsáhlou kůru a vnější povrch je pokryt množstvím řad listových polštářků. Tak jak strom pokračuje v růstu, sekundární xylém a periderm přirůstají ke kmeni aktivitou cévního kambia a kambia korkového (felogenu). Zvětšování průměru kmene ústí k odlupování vnější kůry včetně listových polštářků, tudíž u starších částí rostlin (např. na bázi) je vnější povrch kmene chráněn peridermem. Mnoho ze starších rekonstrukcí lepidodender často chybně ukazují polštářky až na bázi kmene (Taylor a Taylor, 2009).

Ve vyšších úrovních stromu mají větve menší stélé a méně řad menších listů na povrchu. Průřezy kmene v těchto úrovních naznačují, že zde bylo produkováno méně sekundárního xylému a peridermu. Redukce velikosti stélé a produkce pletiv pokračuje až do nejvzdálenějších větviček, které obsahují tenoučké protostélé pouze s několika malými cévicemi, nevykazují sekundární xylém či periderm a mají jen několik málo řad lístků. Toto stádium vývoje se nazývá apoxogeneze (typ determinovaného růstu, který má za následek neustálé snižování průměru primárního xylému v distální části rostliny, kontrast epidogeneze). Jinými slovy se dá říci, že vzdálenější větvičky nemají potenciál se vyvíjet do

větších a tlustších větví během času a růst tak nepokračuje do nekonečna (Taylor a Taylor, 2009). Tento růstový vzorec je zcela odlišný od nedeterminovaného (kontinuálního) růstu typického pro vegetativní stádium většiny dřevnatých rostlin, což znamená, že rostliny jsou schopny po celou dobu své existence mít plně vyvinuté a tím i plně funkční orgány a přitom neustále růst (Votrubová, 1993).

2.1.1.5 Listy

Listy stromovitých plavuní jsou mikrofylní lineární a některé byly až 1 m dlouhé. Chaloner a Meyer-Bertaud (1983) demonstrovali, že stonky s největšími průměry mají nejdelší listy, je to prvek korelující s determinovaným růstem rostliny. Mnoho různých druhů lepidodender stanovených jen na základě odlišné velikosti listů tak může patřit ke stejnému biologickému druhu. Rodové pojmenování *Lepidophyllum* bylo původně používáno pro strukturálně zachovalé a stlačené listy lepidodender, ale jelikož tento název byl dříve používán pro kvetoucí rostliny, tak Snigirevskaya (1958) navrhla na jeho místo *Lepidophylloides*. List měl jeden cévní svazek lemovaný dvěma brázdami (drážkami) na spodní straně listu po celé laminární délce listu. Stomata se vyskytují na spodní straně zarovnané v řadách (Wang a kol., 2002).

2.1.1.6 Podzemní orgán

Podzemní části řádu *Lepidodendrales* jsou nazývány *Stigmaria*. Tyto dichotomické struktury jsou jednou z nejčastějších fosilií lepidodender. Obvykle se vyskytují v těsném podloží uhelných slojí, kde tvoří tzv. stigmáριοvé půdy (např. Mosseichik a kol., 2003). Ačkoli je tam několik druhů stigmárií, naše znalost podzemních orgánů je založena především na druhu *Stigmaria ficoides* (Williamson, 1887). Stigmáριοvý systém vychází ze spodní části kmene jako čtyři základní osy, z nich se každá prodlužuje vodorovně, takže tento podpůrný systém je relativně mělký. Šroubovitě uspořádané postranní přívěsky (apendices) byly připojeny na každou osu (obr. 6). Tyto přívěsky během růstu odpadávaly, přičemž na hlavní ose zbyly charakteristické kruhové jizvy. I když jsou postranní přívěsky nazývány jako stigmáριοvé kořínky, je jejich šroubovitě uspořádání a odpadávání charakteristické spíše pro listy než pro postranní kořeny. Primární osy stigmárií se dichotomicky opakovaně větví a tvoří rozsáhlý podzemní systém, který může sahát až 15 m od kmene.



Obr. 6 Otisk podzemního orgánu druhu *Stigmaria ficoides* s připojenými apendices (pennsylvan), měřítko = 2cm, (Taylor a Taylor, 2009)

Primární osy stigmárií mají parenchymatickou dřev, která může obsahovat rozptýlené cévice až do vzdálenějších úrovní. Primární xylém je endarchní (centrifugální, roste směrem ven) a je zpětně obklopený cévním kambiem. Cévní paprsky dávají sekundárnímu xylému segmentovaný vzhled. Cévice sekundárního xylému jsou zarovnány v radiálních souborech a mají skalariformní ztlustěninu stěn jako u nadzemních částí. Příležitostné nedostatky v druhotném xylému se zdají být důsledkem dočasného přerušení kambiální aktivity, které způsobuje náhlé změny v průměru a distribuci tracheid ve dřevě. Bylo navrženo, že tato neobvyklá kambiální aktivita je výsledkem náhlých změn životního prostředí. Stigmárie nevykazují žádný sekundární floém, cévní kambium je zřejmě jednofaciální a přenos byl prováděn primárním floémem. Rothwell a Pryor (1991) skombinovali pozorování na výlících s permineralizovanými osami a hypotézovali, že radiální uspořádání tracheid ve stéle mnoha stigmárií vzniklo primárním ztlustěním meristému spíše než cévním kambiem.

Jak primární, tak sekundární kortikální tkáň *Stigmarioe ficoides* jsou složité, složené z množství buněk a pletivových systémů. Produkce sekundárních kortikálních pletiv v podzemní části vyústila v úzkou zónu peridermu histologicky podobnou části nadzemní.

Apendices, někdy nazývané kořínky, jsou více jak 40 cm dlouhé a mají v průměru 0,5-1 cm, obvykle jsou nevětvené (některé mohou být jednou dichotomicky větvené). Každý kořínek má jeden malý hlavní cévní svazek obklopený vnitřní kůrou (Weis, 1902).

Ne všechny stigmárie jsou rozsáhle dichotomicky větvené systémy. Některé jako třeba raně mississipský rod *Protostigmaria* (Jennings, 1975) je tvořen jakoby rozšířenou bází, na které jsou ve šroubovici uspořádané přívěsky, které jsou podobné přívěškům rodu *Stigmaria*. U *P. eggertiana* ze souvrství „Price“ ve Virginii (mississippi) jak podzemní části tak nadzemní jsou zachovány v růstové pozici (Jennings a kol., 1983). Osy mají až 32 cm v průměru. Přívěsky jsou uspořádané ve šroubovici, každá jizva má 8 mm v průměru. Charakteristika povrchu osy naznačuje, že rod *Protostigmaria* byl podzemní částí rodu *Lepidodendropsis*.

Jeden z rysů protostigmárie je schopnost rostlinu udržovat ve vzpřímené pozici navzdory relativně malému zakotvení. Podle předpokladů byla rostlina vtahována hlouběji do substrátu, vzhledem k tomu, že postrádá dichotomicky větvený kotvící systém většiny stromovitých plavuní (Jennings a kol., 1983)

Vývoj podzemních částí stromovitých plavuní byl pravděpodobně velmi podobný epidogenetickým a apoxogenetickým etapám popsanych pro nadzemní části. Šroubovitě uspořádání postranních přívěšků je odlišné od nepravidelného uspořádání kořenů většiny žijících rostlin. Hlavní svazek v tzv. kořincích je bilaterálně symetrický, jedná se o kolaterální svazek (skládá se z jedné floémové a jedné xylémové části, které jsou uspořádány vedle sebe, floém na vnější straně a xylém na vnitřní straně svazku). Typické kořeny mají radiálně symetrická cévní pletiva v průřezu, floém obklopující xylém, zatímco cévní svazky v listech jsou kolaterální. Laterální přívěsky (apendices) tedy zjevně opadávaly patrně jako listy na kmeni. Programované odpadávání kořenových částí není u žijících rostlin známo a nebylo pozorováno ani u žádné neplavuňovité rostliny. Anatomicky jsou tak kořenové přívěsky stigmárií (apendices) ekvivalentem listů, přeměněné do funkce ukotvení rostliny a absorpce (Frankenberg a Eggert, 1969).

2.1.2 Reprodukční biologie

Reprodukční jednotky lepidodender tvoří šištice umístěné na vzdálenějších větvích koruny stromu. U rodu *Synchysidendron* se šištice vyskytují na koncích větví koruny, zatímco u rodu *Diaphorodendron* se šištice tvořily na listnatých bočních větvích (DiMichele, 1981; Wnuk, 1985). Šištice lepidodender mohly dosáhnout značných rozměrů, například šištice druhu *Lepidostrobus goldenbergii* mohly být více než 50 cm dlouhé. Základní organizací šištice lepidodender je centrální osa se šroubovitě uspořádanými sporofyly. Sporangia jsou na adaxiální (horní) straně sporofylů, které jsou na svém konci obrácené tak, že přesahují sporofyl, který je nad ním. Část spodní plochy sporofylů se často rozšiřuje směrem dolů a

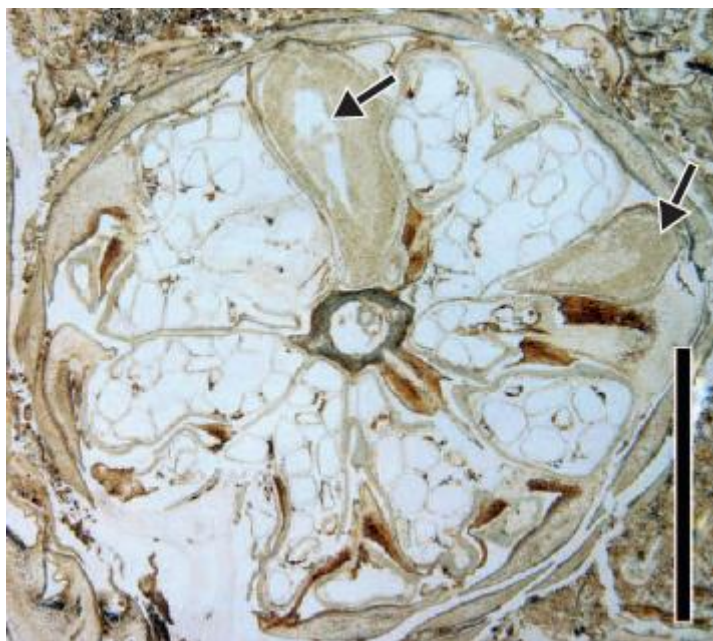
tvoří tzv. patu listu (kýl). Nejčastější označení pro šištice plavuní tohoto typu je *Lepidostrobus* (obr. 7) (DiMichele a Bateman, 1992).



Obr. 7 Příčný řez permineralizované šištice rodu *Lepidostrobus* (pennsylvan), měřítko = 2 cm (Taylor a Taylor, 2009)

3.1.2.1 Mikrosporangiatní a bisporangiatní šištice

Ve snaze o přesnější rozlišení šištic stromovitých plavuní, Brack-Hanes a Thomas (1983) navrhli, aby byl název *Lepidostrobus* použit pouze pro monosporangiatní šištice obsahující mikrospory rodu *Lycospora*, zatímco šištice obsahující mikrospory a megaspory (bisporangiatní) přiřadili k rodu *Flemingites* (obr. 8). Následně i řada dalších autorů začala kombinovat morfologické znaky šištic se spory *in situ* k přesnější definici druhů v rámci rodu *Lepidostrobus* (Bek a Opluštil, 2004, 2006; Libertín a kol., 2005).



Obr. 8 Typ šištice rodu *Flemingites* s mikrosporangii (šipky) smíšené s megasporangii (pennsylvan), měřítko = 5 mm (Taylor a Taylor, 2009)

K nejstarším šištícím patří druh *L. xinjiangensis* ze svrchního devonu Číny (Wang a kol., 2003), který dokazuje, že segregace na mikrosporangiatní a megasporangiatní šištice proběhla u lepidodender již v pozdním devonu.

Otisky a anatomicky zachované šištice druhu *Lepidostrobus fayettevillense* z břidlic v okolí města Fayetteville státu Arkansas (svrchní mississipp) se zdají být monosporangiatní a dosahují délky až 22,5 cm. Obsahují malé trilétní miospory (neutrální termín pro fosilní spory menší než 200 μm v průměru, jejichž biologická funkce, tj. zda se jedná o mikrospory nebo megaspory, není známá) (Taylor a Eggert, 1968).

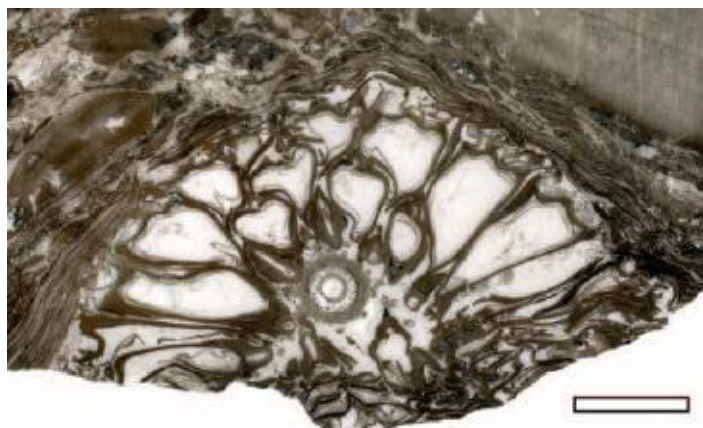
Flemingites schopfii je název pro 8 cm dlouhé permineralizované bisporangiatní šištice. Distální sporangia obsahují veliké množství mikrospor *Lycospora*. Bazálnější sporangia obsahují megaspory *Valvisporites* (Brack-Hanes, 1978).

Mixostrobus givetensis, ze středního devonu z Kazachstánu, je bisporangiatní šištice s pravidelným uspořádáním mikrosporangii a megasporangii.

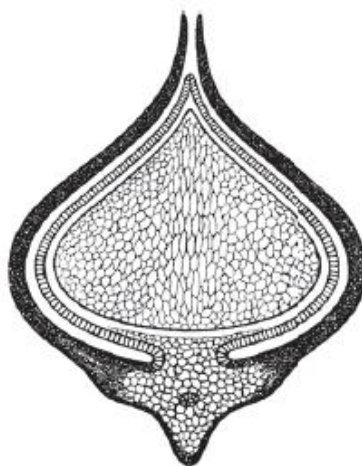
3.1.2.2 Megasporangiatní šištice

V některých případech se vyvinuly reprodukční struktury, které jsou funkčně v mnoha ohledech podobné semenu. Ačkoli nedochází k žádné zjevné změně distálního konce megasporangia do přijímací struktury, megasporangiatní jednotky u rodů *Lepidocarpon* a *Achlamydocarpon* zřejmě fungovaly podobným způsobem jako semena (Bateman, 1996).

Nejběžnějším typem monosporangiátní šišťice produkující pouze megaspory je *Lepidocarpon* (obr. 9), která byla produkováána na kmenech rodu *Lepidophloios*. Tento typ šišťice je považován za nejvyvinutější reprodukční strukturu u plavuní, protože uspořádání megasporofylů se blíží funkci integumentu (obalu) u semenných rostlin. Megasporofyl utváří lahvicovitý útvar (dvě laterální laminy) kolem megasporangia, které je na adaxiální (svrchní) straně megasporofylu (obr. 10) (Balbach, 1962, 1965).



Obr. 9 Částečný průřez šišťice rodu *Lepidocarpon* (pennsylvan), měřítko = 1 cm (Taylor a Taylor, 2009)



Obr. 10 *Lepidocarpon lomaxi*, schéma příčného řezu (Hirmer, 1927)

Boční laminy částečně obklopují megasporangium, pouze na vrcholu je menší otvor. Uvnitř megasporangia je jedna velká funkční trilétní megaspóra a tři přerušené spory. Izolovaná megaspóra se nazývá *Cystosporites*. U některých jedinců jsou buněčné megagametofyty zachované a obsahují několik archegonií (zárodečníků). Embrya byla

popsána ze šištice rodu *Lepidocarpon* a jsou elipsoidní a nevaskularizované (Phillips a kol., 1975).

Achlamydocarpon je megasporangiátní šištice s menšími laterálními laminami. V každém sporangiu je jedna velká funkční megaspora. Tento typ šištice produkují rody *Lepidodendron* a *Diaphorodendron* (DiMichele, 1985). Sutura (místo, kde může nastat dehiscence) funkční spory je překryta vrstvou pletiv, která mohla fungovat na ochranu rozvíjejícího gametofytu a možná také k udržení vlhkosti v oblasti sutury (Taylor a Brack-Hanes, 1976). Mikrosporangiatní šištice byly přiřazeny druhu *A. varius* hlavně na základě podobnosti epidermální struktury (Leisman a Phillips, 1979).

Jednu velkou megasporu v každém sporangiu má také šištice *Suavitas imbricata* nalezená z vyššího pennsylvanu v Texasu. Šištice je permineralizována a sporangium se nachází na distálním konci sporofytu (Rice a kol., 1996). Šištice rodu *Achlamydocarpon* jsou obvykle nacházeny v asociaci se zbytky plavuní rodu *Diaphorodendron* (DiMichele, 1981, 1985).

Další megasporangiátní šištici s neobvykle ornamentovanou megasporou je *Caudatocarpus*. Tato šištice byla zřejmě monosporangiátní se šroubovitě uspořádanými megasporofyly postrádající postranní laminy (Brack-Hanes, 1981). Megasporangium je velké, jeho stěna je složena ze sloupcovitých buněk a každé obsahuje tetradu (čtyři buňky vzniklé z mateřské buňky během meiotického dělení) megaspor s jednou velkou (obr. 11), pravděpodobně funkční sporou (4 mm) a třemi menšími (200-500 µm) přerušenými sporami. Pokud jsou tyto spory izolované, patří do rodu *Lagenicula* (Scott a Hemsley, 1993). Sporoderm (stěna spor) funkční megaspor je přibližně 10 µm silný a má dvě vrstvy.



Obr. 11 Průřez megasporangia šišťice *Caudatocarpus*, měřítko = 400 μm (Brack-Hanes, 1981)

Chaloner (1967), který vynesl stratigrafický rozsah 74 rodů spor siluru a devonu zjistil, že od siluru do devonu se počet druhů zvýšil. Současně s diverzitou došlo i k nárůstu velikosti výtrusů v období od spodního do středního devonu.

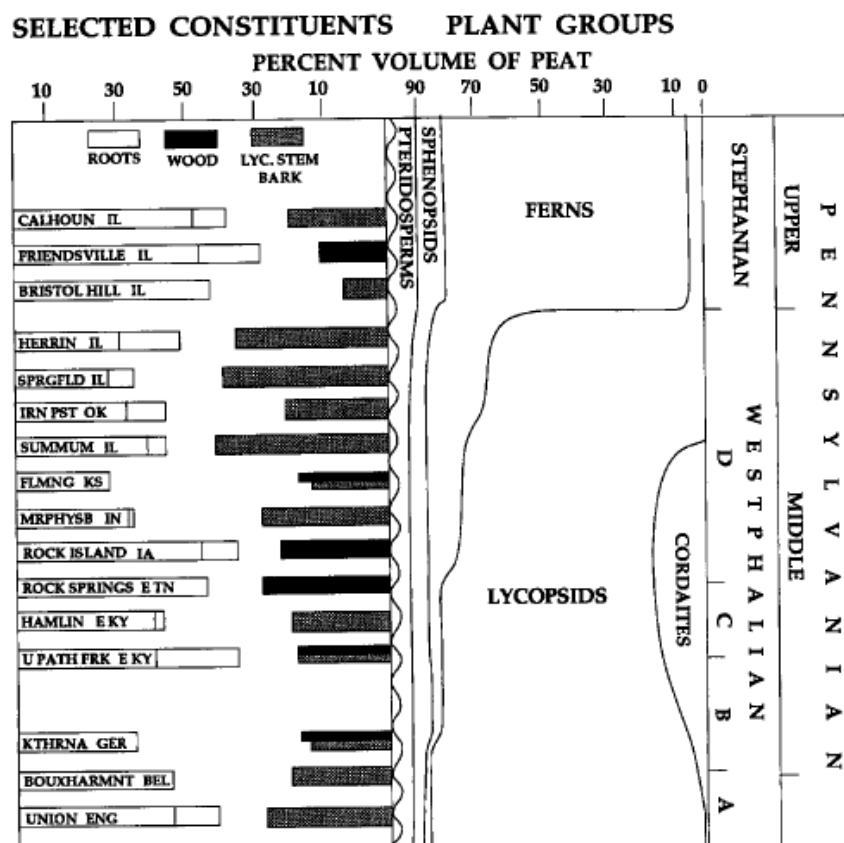
V emsu došlo též k bimodální distribuci malých a velkých výtrusů u několika kladů cévnatých rostlin (Chaloner a Pettitt, 1987), což bývá obvykle považováno za objevení heterospor. Je třeba ale zdůraznit, že přechod od malých až po velké spory nebyl pravděpodobně náhlou událostí a kladistické analýzy naznačují, že heterospory se vyvinuly mnohokrát (Bateman a DiMichele, 1994).

2.2 Diverzita a vymírání stromovitých plavuní

Pennsylvan bylo jedno nejdůležitějších uhlotvorných období v historii Země. Rozsáhlé nížiny Eurameriky a Číny pokrývaly mokřady, jejichž dominantu tvořily stromovité plavuně. Zbytky těchto rostlin tvoří 60-80 % rašeliny dnes přeměněné na uhelné sloje (Phillips a kol., 1985). Největší rozvoj uhlotvorných tropických močálů euramerické provincie spadá do konce pennsylvanu. Ve středním pennsylvanu se jejich rozloha začala pomalu zmenšovat. Koncem středního pennsylvanu většina stromovitých plavuní vymírá a na jejich místo nastupují stromovité kapradiny. Poslední zbytky uhlotvorných močálů z euramerické oblasti zmizely koncem pennsylvanu. V Číně však jejich rozvoj pokračoval až do konce permu (Opluštil a Cleal, 2007). Tento rozpad euramerických lesů byl doprovázen globálním klimatickým oteplováním (Cleal a Thomas, 2005; Gastaldo a kol., 1996). V nízkých zeměpisných šířkách

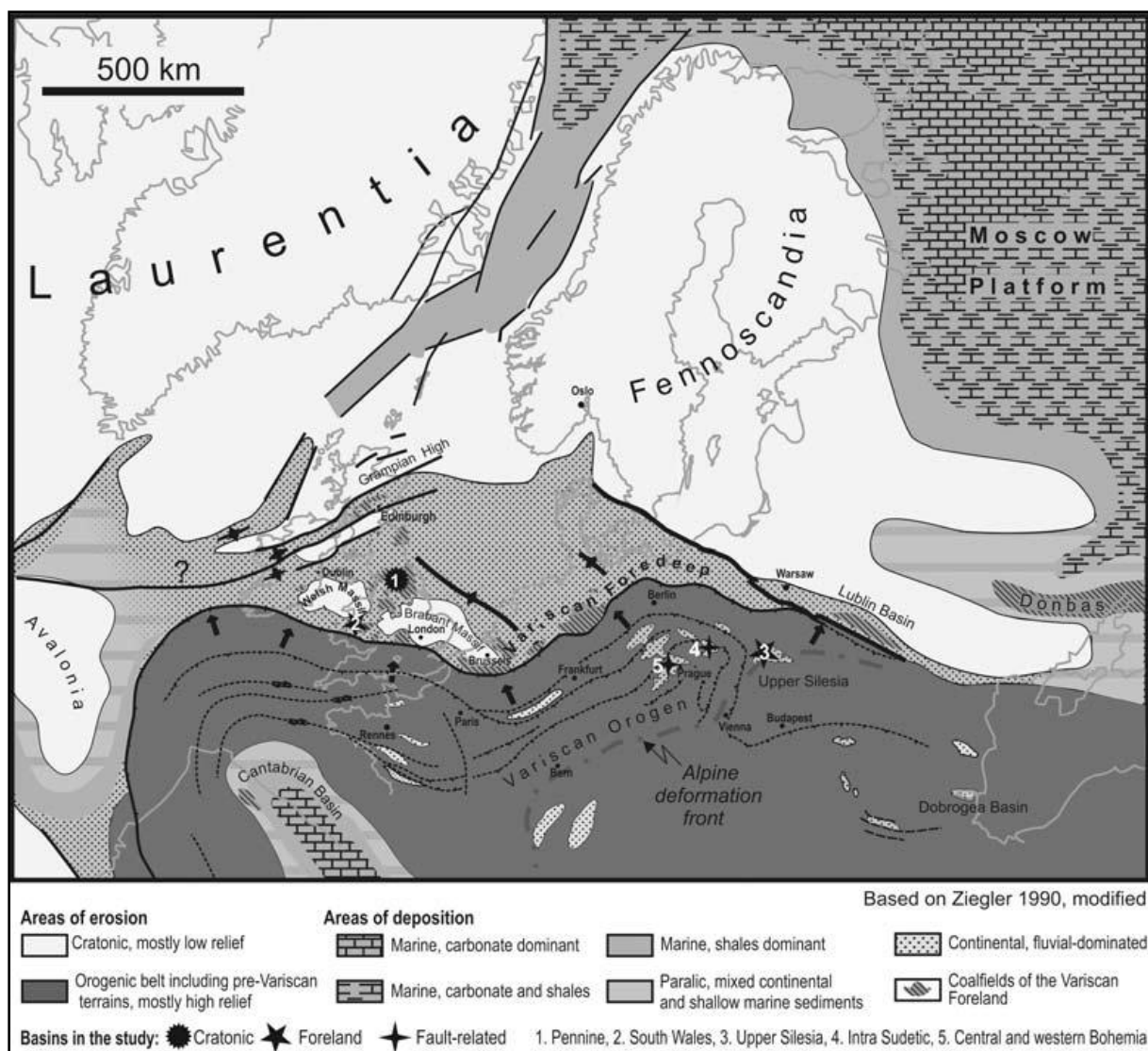
bylo zaznamenáno střídání uhelných ložisek s červeně zbarvenými sedimenty odpovídající klimaticky sušším obdobím (Besly 1987, 1988).

Příčiny vymírání a zánik uhlotvorných močálů v období pennsylvanu jsou velmi často diskutovány, avšak ne spolehlivě objasněny (Phillips a kol., 1985; Rowley a kol., 1985; Besly, 1987; Parrish, 1998; Cleal a Thomas, 1999; Scotese a kol., 1999; Falcon-Lang, 2004; Opluštil, 2004). Například vymírání stromovitých plavuní koncem středního pennsylvanu, které Phillips a kol. (1985) prokázali studiem dolomitických konkrecí a palynologických analýz, zasáhlo především Severní Ameriku. Tato změna však v rámci euramerické provincie není izochronní a místo od místa se může lišit (Dimitrova a kol., 2005; Cleal a kol., 2009). Z toho vyplývá, že diagramy (znázorňující procentuálně objemové zastoupení hlavních rostlinných skupin ve vybraných euramerických rašeliništích, dnes uhelných slojí, obr. 12) prezentované Phillipsem a kol. (1985) se nedají použít pro zobecnění změn Eurameriky jako celku. Je zřejmé, že místní změny prostředí byly řízeny paleogeografickou pozicí a geotektonickými procesy (Opluštil, 2004). Paleogeografická pozice mohla být ovlivněna řadou faktorů, jako jsou topografie, nadmořská výška, zeměpisná šířka a vzdálenost od moře/oceánu, klimatické podmínky a podobně. Na geotektonickou pozici pánve by mohl mít vliv tektonický režim a pokles srážek, což jsou jedny z nejdůležitějších ovládacích prvků sedimentárního prostředí včetně říčních stylů a stability podzemní vody (Calder, 1994).



Obr. 12 Diagram od Phillipse a kol. (1985), dle (DiMichele a Phillips, 1994)

Opluštil a Cleal (2007) pozorovali řadu událostí nebo trendů, které jsou společné pro některé či pro většinu nebo dokonce pro všechny evropské pánve (obr. 13). Podle toho pak vysvětlují jejich příčiny lokálními, regionálními či globálními příčinami souvisejícími např. s tektonickými procesy či se změnou klimatu. Tak například druhová diverzita rostlin v různých evropských pánvích dosahuje svého maxima na hranici langsett/duckmant (westphal A, B), vyjma pánví ve středních a západních Čechách, kde je maximum diverzity stanoveno na počátek bolsovu (westphal C). Následný pokles rozmanitosti rostlin je velmi nerovnoměrný a stupňovitý. První pokles nastává kolem hranice duckmant/bolsov, který lze identifikovat ve všech pánvích mimo pánve v jižním Walsu (žádná změna) a pánvích ve středních a západních Čechách (podobná změna ve středním bolsovu) (Opluštil a Cleal, 2007). Pokles lze vysvětlit různými způsoby, buď jako důsledek mořské ingrese (Cleal, 2005) nebo třeba litologickou změnou od jemnozrnné facie na hrubozrnnou říční facii (Kotasowa a Migier, 1995). Tektonické procesy naopak mohly ovlivnit hladinu podzemní vody, která je velmi důležitá pro přežití některých druhů rostlin (Opluštil a Cleal, 2007).



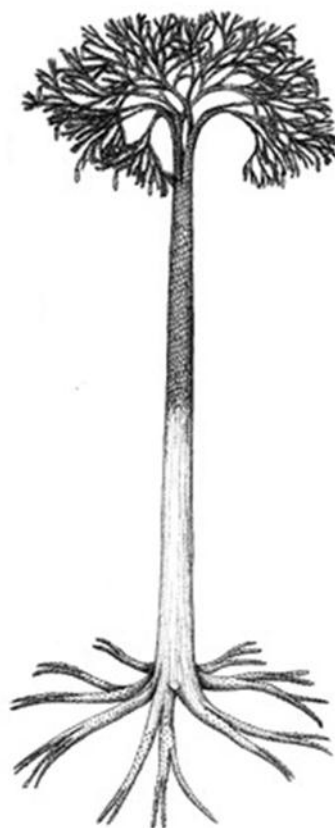
Obr. 13 Paleogeografická mapa východní části Eurameriky během westphalu s vyznačenými pozicemi zkoumaných pánví (Ziegler, 1990; upraveno: Opluštil a Cleal, 2007)

Z údajů uvedených Opluštilem a Clealem (2007) vyplývá, že floristické změny pozorované ve fosilním záznamu vyššího westphalu a stephanu s největší pravděpodobností souvisí s klimatickými změnami ve znamení nástupu sezónního klimatu na většině území Eurameriky. Tento nástup nebyl pravděpodobně izochronní a byl ovlivněn různými prvky, včetně orografických překážek, vzdáleností pánve od pobřeží, úrovní hladiny podzemní vody a podobně. Výsledky jsou předběžné, spolehlivějších závěrů lze dosáhnout jen v případě, že budou k dispozici data z co největšího množství sedimentárních pánví z období pennsylvanu (Opluštil a Cleal, 2007).

3 Zástupci lepidodendrales z období pennsylvanu

Jednotlivé rody jsou definovány na základě morfologie listových polštářků a nově též na základě anatomické stavby kmene a větví (např. DiMichele a Bateman 1996). Společnými znaky *Lepidodendraceae* (*Lepidodendron*, *Lepidophloios* a *Hizemodendron*) jsou bilaterálně zploštělé megasporangium s distální dehiscencí, infrafoliární parichnos pod listovou jizvou a další jiné znaky (DiMichele a Bateman, 1996). Rodová jména neslouží pouze k pojmenování částí kmenů, ale také zahrnují název celé rostliny (obr. 14). Rodové jméno *Lepidodendron* je ponecháno pro označení vzorků, které mají určitý typ morfologie listových polštářků, zejména infrafoliární parichnos. Průměr kmenů některých lepidodender naznačuje, že tyto stromy mohly dosahovat výšky 40 m a při bázi měly nejméně 2 m v průměru (Thomas a Watson, 1976). Masivní vzpřímené kmeny některých druhů lepidodender byly hojně rozvětvené s velkou korunou olistěných větví. Některé listy byly nejméně 1 m dlouhé (většina z nich byla mnohem kratší) a poté, co odpadly, zanechaly na povrchu stonku nápadné listové báze. Šišky se nacházely na koncích vzdálenějších větví nebo v zóně v horní části hlavního kmene. Spodní část kmene se do půdy vícekrát dichotomicky rozvětjuje a tvoří plochý systém stonkové povahy (Taylor a Taylor, 2009).

Na základě studia anatomicky zachovaného materiálu přiřazeného původně k rodu *Lepidodendron*, DiMichele (1985) odlišil samostatný rod *Diaphorodendron*, který později rozdělil do dvou samostatných rodů *Diaphorodendron* a *Synchysidendron* zařazené do společné čeledi *Diaphorodendraceae* (DiMichele a Bateman, 1992). Podle DiMichela a Batemana (1996), synapomorfie (tj. společné znaky vznikající u společného předka přítomné u všech jeho potomků) této čeledi zahrnuje protostélé s dření (mezistupeň mezi protostélé a sifonostélé, centrální oblast – jak tracheidy, tak i parenchymatické buňky) a dorzoventrálně zploštělé megasporangium s proximální dehiscencí (otevírání), megaspora má na proximálním povrchu charakteristický typ pletiv, jedná se o sporopoleninové granule nepravidelného tvaru.



Obr. 14 Rekonstrukce stromovité plavuně *Lepidodendron* (Stewart a Rothwell, 1993)

3.1 *Lepidodendron* a *Lepidophloios*

Patří k nejhojněji se vyskytujícím rodům ve fosilním záznamu uhelných pánví Evropy a Severní Ameriky. Tyto dva rody spolu úzce evolučně souvisí, mají podobné reprodukční vlastnosti a obsazovaly i podobné typy biotopů zaplavených stojatou vodou (Bateman a kol., 1992).

Lepidodendron hickii (*Lycospora pusilla*, Willard, 1989a) je jediný druh rodu nám známý z westphalských rašelinišť (DiMichele, 1983). Četné druhy jsou známy z otisků v klastických sedimentech v okolí uhelných slojí, z čehož se usuzuje, že zástupci tohoto rodu obývaly hlavně klastické mokřady (Willard, 1989b; DiMichele a Phillips, 1994). Makrofosilie a spory lepidodendronů se vyskytují nejčastěji a jsou zřejmě nejhojnější v uhelných slojích Evropy a v apalačské pánvi v USA (DiMichele a Phillips, 1994).

V porovnání s předchozím rodem je *Lepidophloios* naopak v rostlinných otiscích méně hojný. Nejčastější nálezy pocházejí z dolomitických konkrecí a patří spodnowestphalskému druhu *Lepidophloios harcourtii* (*Lycospora pellucida*, Willard, 1989a) a svrchnowestphalskému *Lepidophloios hallii* (*Lycospora granulata*, Willard, 1989a).

Přítomnost lakun (vzduchové komory) v rozsáhlém systému kotvení (typ *Stigmaria ficoides*) svědčí o růstu ve vodním prostředí vyžadující výměnu plynů. Díky determinovanému růstu stromů se kmen větvil pouze v závěrečné fázi růstu zakončeného produkcí šištice, ze kterých se během malého časového intervalu uvolnilo velké množství spor. Tím životní cyklus rostliny skončil (monokarpická reprodukce). Samičí šištice zmiňovaných rodů produkovaly sporofyly (seskupeny v šištice) nesoucí megaspory, které připomínaly „semena“. Z šištice se po dozrání postupně uvolňovaly jednotlivé sporofyly, které putovaly po hladině močálu, kde podle všech předpokladů docházelo k jejich „oplodnění“ (Phillips a DiMichele, 1992).

Lepidophloios se hojně vyskytoval v různých typech rašelinišť, jak poblíž aktivních říčních toků tak ve vnitřní části zaplavovaných planárních rašelinišť (Bartram, 1987; Eble, 1990). Nicméně *L. hallii* (máme méně důkazů pro *L. harcourtii*) je typický pro místa, kde byl povrch rašeliniště dlouhodobě nebo trvale zaplaven mělkou vodou (DiMichele a Phillips, 1994). Rašeliny tvořené ve větší míře plavuní rodu *Lepidodendron* jsou obvykle v dolomitických konkrecích hůře zachované a velmi často obsahují minerální příměs dokládající reotrofický (planární) charakter rašeliniště (Calder, 1993; DiMichele a Phillips, 1994).

3.2 *Synchysidendron* a *Diaphorodendron*

Tyto dva rody byly různě popisovány a řazeny k rodu *Lepidodendron* až do založení rodu *Diaphorodendron* (DiMichele, 1985), ze kterého byl později na základě anatomické stavby vymezen ještě rod *Synchysidendron*. Oba rody však mají stejný typ mikrospor (*Granasporites medius*) i megaspor (*Cystosporites varius*). Sporofyly nesoucí sporangia tvoří šištice (*Achlamydocarpon varius*) (DiMichele a Bateman, 1992). Známe dva druhy rodu *Synchysidendron*, *S. dicentrium* a *S. resinosum*, jenž jsou monokarpické s terminální fází větvení (DiMichele a Phillips, 1985; Phillips a DiMichele, 1992). Na rozdíl od rodu *Synchysidendron* vytvářeli zástupci rodu *Diaphorodendron* mohutný kmen ve tvaru sloupu, ze kterého vyrůstaly řady postranních větví nesoucí šištice. Postupné dorůstání větví a odpadávání starších větví svědčí pro opakovanou polykarpickou reprodukci (DiMichele a Phillips, 1985). Tři popsané druhy, *D. vasculare*, *D. phillipsii* a *D. scleroticum*, si jsou podobné v celkovém vzhledu, ale liší se v anatomických detailech (DiMichele, 1981; Wnuk, 1985).

Synchysidendron a *Diaphorodendron* zřejmě rostly na nezatopeném až částečně zatopeném rašelinném substrátu (Phillips a DiMichele, 1992). Do rodu *Synchysidendron* patřily stromy velkého vzrůstu, které byly z největší části tvořeny parenchymatickými pletivý ve dřevě a silnou vnitřní kůrou obsahující pásy tenkostěnných buněk (Wnuk, 1985). Druh *Synchysidendron resinosum* se hojně vyskytuje ve svrchním westphalu, obvykle však tvoří malou populaci jak v klastických (DiMichele a Phillips, 1985), tak i rašelinných močálech (Wnuk, 1985). *Synchysidendron* tvořil část druhově pestrých rostlinných společenstev, v dolomitických konkrecích však jen vzácně dosahuje 20 % objemu (DiMichele a Phillips, 1994). Rod *Diaphorodendron* je v permineralizované rašelině (coal ball) často hojný v mnoha po sobě jdoucích zónách a v ojedinělých případech může ovládat celý profil sloje.

3.3 *Paralycopodites*

Jediný druh, rodu *Paralycopodites*, popsáný na základě anatomicky zachovaných vegetačních orgánů je *Paralycopodites brevifolius* (DiMichele, 1980). Z fosilního záznamu (rostlinné otisky) lze vyčíst, že rod *Paralycopodites* je ekvivalentní rodu *Ulodendron* sensu Thomas (1967).

Plavuně rodu *Paralycopodites* byly menšího stromovitého vzrůstu produkující šištice umístěné na krátkých postranních větvích (Hirmer, 1927; DiMichele, 1980). Velmi malé boční větve podobné stopkám šištic zobrazuje ve své rekonstrukci Hirmer (1927). Šištice byly bisporangiátní s megasporami (*Lagenicula*) v dolní polovině a s mikrosporami (*Lycospora orbicula* = *L. micropapillata*) v horní polovině (Willard, 1990). Šištice se přiřazují k rodu *Flemingites*.

Životní strategie a fyzická konstrukce plavuní rodu *Paralycopodites* ukazuje na to, že stromy osidlovaly tzv. ekotonální prostředí s častými záplavami. Záplavy přinášely klastika do rašeliniště vyznačující se kolísající se vodní hladinou (Bartram, 1987; DiMichele a Phillips, 1994).

3.4 *Sigillaria*

Plavuně polyfyletického rodu *Sigillaria* se výrazně odlišovaly od lepidodender, ať už anatomicky, morfologicky, tak i ekologicky. Kmeny jsou kulovité chudě větvené nebo jednoduché ve vrcholové části s dlouhými úzkými jednožilnými listy a v přeslenech uspořádané šištice vyrůstají přímo na kmeni (Němejc, 1963; DiMichele a Phillips, 1994). Monosporangiátní šištice sigilárií jsou řazeny k rodu *Mazocarpon* v případě anatomického

zachování. Mikrospory byly popsány jako *Crassispora kosankei* a megasporý patří rodu *Laevigatosporites*. Například *Mazocarpon oedipternum*, šišťice druhu *Sigillaria approximata* (= *S. ichthyolepis*), produkovala megasporý *Laevigatosporites glabratus* (Phillips a DiMichele, 1992).

Zástupci rodu *Sigillaria* se vyskytovaly častěji v prostředí s klastickým substrátem než v oblasti rašeliniště. Důkazem je častý výskyt kmenů v jílovcích s menší příměsí uhelné hmoty (DiMichele a Phillips, 1994). Ty jsou v souladu s výsledky studia westphalských dolomitických konkrecí, z nichž vyplývá, že *Sigillaria* nejčastěji obsazovala okrajová území rašelinišť a pouze zřídka představuje hlavní zdroj biomasy v profilech rašeliny (DiMichele a Phillips, 1994). Stigmariový systém je odlišný od ostatních stromovitých plavuní (Eggert, 1972). Největší diverzity dosáhl rod *Sigillaria* ve svrchním westphalu (Eggert, 1982; Eggert a kol., 1983; Mahaffy, 1988; Willard, 1992).

Mikrospory rodu *Crassispora* se však nejčastěji vyskytují v uhlí z vyššího westphalu A a B (Smith a Butterworth, 1967; Winston, 1990) a ze stephanu (Peppers, 1964; Phillips a kol., 1974).

4 Svrchnopaleozoické limnické pánve

V níže uvedeném textu podávám základní přehled o regionálně-geologickém členění jednotlivých oblastí a litostratigrafickém členění pánví, z nichž pochází studovaný materiál. Součástí kapitoly je též informace o paleogeografii pánví a základních typech sedimentárního prostředí.

4.1 Středočeské a západočeské svrchnopaleozoické pánve

Uvedená oblast zahrnuje pánev plzeňskou, manětínskou, radnickou, žihelskou, kladensko-rakovnickou a mšensko-roudnickou, které s výjimkou pánve radnické, tvoří téměř souvislý pás sedimentů táhnoucí se od Stodu jz. od Plzně až do okolí Mladé Boleslavi, kde navazuje na permokarbonské sedimenty pánví lugické oblasti. Kromě zmíněných pánví sem řadíme i menší izolované výskyty karbonských sedimentů jižně a západně od uvedeného pánevního komplexu. Členění komplexu do dílčích pánví je spíše formální, neboť z paleografického hlediska byly uvedené pánve souvislým sedimentačním prostorem (Pešek a kol., 2001; Opluštil a Cleal, 2007).

Sedimentace v pánvích středočeské a západočeské oblasti začíná ve spodním bolsovu (střední westphal) a včetně dvou hiátů a s řadou diastem trvala až do konce karbonu (stephanu C) nebo spíše až do autunu (Pešek a kol., 2001).

Sedimentární výplň se dělí do čtyř souvrství, z nichž se některá dělí dále do vrstevních jednotek. Sedimentace je typická střídáním šedě a červeně zbarvených terigenních sedimentů. Šedé sedimenty (kladenské a slánské souvrství) vznikaly v období, kdy bylo podnebí humidnější a vznikaly též rašeliniště, dnes uhelné sloje. Červená (týnecké a línské) souvrství naopak vznikala v období, kdy panovalo sušší podnebí. Směrem do mladších jednotek přibývá červeně zbarvených sedimentů a naopak ubývá šedých sedimentů jako důsledek postupné aridizace (Pešek, 1998).

V nejstarších dvou souvrstvích (kladenské a týnecké) převládají sedimenty fluvialní s převahou pískovců a arkóz nad nivními a jezerními prachovci či jílovci. Spodní fluvialní část slánského souvrství je následována nápadnou změnou v sedimentaci, kdy hrubší fluvialní sedimenty ostře přecházejí do nadloží do jemnozrnných sedimentů celopánevního jezera a následně jezerní delty. Jezerní a jezerně deltové sedimenty tak vytvářejí asi 80 m mocný do nadloží hrubnoucí komplex sedimentů. Po vyplnění jezera následovala sedimentace fluvialní s dílčí jezerní záplavou, zbytek slánského souvrství tvoří fluvialní sedimenty. Následuje fluvio-lakustrinní línské souvrství se slepenci na bázi, větší část výplně obsahují jemnozrnné

sedimenty s náznaky uhelných slojek. Barva a zejména zelené skvrny kruhového průřezu, které se ve středočeských a západočeských pánvích vyskytují pouze v této úrovni, dovolují bezpečně rozlišit aleuropelity línského souvrství od starších jednotek (Pešek a kol., 2001).

Nejstarším samostatným sedimentárním cyklem jsou sedimenty radnických vrstev ve spodní části kladenského souvrství, odkud pochází i jeden ze dvou studovaných druhů a to druh *Lepidodendron lycopodioides*. Proto o této jednotce pojednávám poněkud detailněji v následující kapitole.

5.1.1 Kladenské souvrství

Kladenské souvrství zahrnuje dva samostatné členy oddělené od sebe významným hiátem: radnické vrstvy a vrstvy nýřanské v jejich nadloží (Pešek a kol., 2001).

Radnické vrstvy pokrývají asi necelou třetinu plochy středočeských a západočeských pánví. Na bazálních sedimentech, výjimečně i výše, bývá (zejména na Plzeňsku) vyvinuto plzeňské souslojí. V jeho blízkém nadloží je pak vyvinuto radnické souslojí, jež je nejdůležitější ze všech souslojí většiny středočeských a západočeských pánví. Souslojí tvoří spodní a svrchní radnická sloj, oddělené brouskovým obzorem. Ten patří k nejdůležitějším korelačním obzorům pánví. Jde o několik metrů, výjimečně až 30 m mocný komplex nažloutlých, bělavých až šedých či zelených alterovaných popelových tufů a tufitů (brousky), ev. hornin se zvýšeným podílem vulkanické příměsi (Pešek a kol., 2001). Při bázi tohoto obzoru leží většinou jemnozrnný pískovec vulkanogenního původu s argilitizovanou základní hmotou (bělka) (Mašek, 1973). Ve spodních radnických vrstvách převládají vedle bazálních brekcií buď převážně šedé aleuropelity, uhelné sloje a vulkanogenní horniny, nebo zde mohou převažovat poměrně hrubá, cyklicky uspořádaná klastika (Pešek a kol., 2001).

Ve svrchní části radnických vrstev leží sloje lubenského souvrství (spodní, střední a svrchní lubenské sloje). Uvnitř lubenského souslojí lze rozlišit ještě několik dalších lokálně vyvinutých vulkanogenních poloh. Nejdůležitější z nich je vrstva černého tufitu známá z širšího okolí Slaného (Pešek a kol., 2001). Té odpovídá poloha zeleného tufitu a tzv. pseudobrousku v okolí Kladna (Mašek, 1973; Opluštil, 1991). Významný je též komplex žáruvzdorných jílovců. Vysokou uhlonosnost radnických vrstev nelze srovnávat s produktivitou žádné další jednotky středočeských a západočeských pánví (Pešek a kol., 2001).

Nadložní nýřanské vrstvy se ukládaly po hiátu, který je odrazem leonské fáze variské orogeneze, se skrytou, místy však i úhlovou diskordancí na velmi různorodém fundamentu. Průměrná mocnost nýřanských vrstev je v každé pánvi jiná. Na Plzeňsku činí téměř 290 m, v kladensko-rakovnické pánvi je to asi 335 m, v manětínské pánvi 45 m a v pánvi mšensko-roudnické přibližně 110 m. Sedimentaci nýřanských vrstev na řadě míst zahajuje několik desítek metrů mocný komplex zejména slepenců s vložkami arkóz, které náležejí mirošovskému obzoru. Přibližně stejného stáří jsou červené, resp. zelené prachovce s vložkami šedých psamitů řazené ke komberskému obzoru, při jehož bázi nebo v těsném nadloží vrstvy hnědého tufitu se místy vyskytuje touškovské souslojí. V nadloží se vyskytují sloje nýřanského souslojí (Pešek a kol., 2001). Spodní (hlavní nýřanská sloj) je charakteristická přítomností sapropelitů (Purkyně, 1913). Následují sloje chotíkovského a nevřeňského souslojí (Pešek a kol., 2001).

4.2 Svrchnopaleozoické pánve lužické oblasti

K limnickým pánvím sudetské oblasti řadíme pánev podkrkonošskou, vnitrosudetskou, mnichovohradišťskou a českokamenickou, dále pak relikty permu v Orlických horách a v severních Čechách podél lužické poruchy. Zvláštní postavení má orlická pánev, která ze strukturního hlediska připomíná brázdy, vzhledem ke své výplni je však řazena k lužickým pánvím (Pešek a kol., 2001).

Pánve se od počátku sedimentace až do konce westphalu vyvíjely jako samostatné depocentrum lužických pánví, které se přibližně počátkem stephanu spojilo se středočeskými pánvemi a vytvořil s nimi obloukovitě prohnutý celek vyplněný kontinentální molasou a četnými vulkanickými tělesy. Jednotlivé pánve se liší počátkem nástupu či ukončením sedimentace (Pešek a kol., 2001).

Stratigraficky nejrozsáhlejší je sedimentace ve vnitrosudetské pánvi, odkud pochází druhá část studovaného paleontologického materiálu (*L. selaginoides*). V této pánvi, ležící na česko-polském pomezí, se sedimentace začala vyvíjet uprostřed mississippu a přerušovaná řadou hiátů trvala až do triasu. V ostatních pánvích lužické oblasti sedimentace začíná většinou až okolo hranice westphal/stephan, nebo i později. Ve spodním a středním pennsylvanu převažují ve výplni pánví šedě zbarvené uhlonosné sedimenty. Od konce středního pennsylvanu se ve vrstevním sledu střídají šedě a červeně zbarvené sedimenty v mocnostech stovek metrů. V permské části výplně již červeně zbarvené sedimenty s vulkanity zcela převažují (Pešek a kol., 2001).

Vyplňování vnitrosudetské pánve začalo koncem tournai v severní části pánve na území Polska ukládáním deluviálně-proluviálních uloženin a výše hrubými říčními klastiky, které počátkem namuru obsahují četné uhelné sloje těžené v okolí Walbrzychu. Začátek sedimentace v české části pánve spadá do svrchního visé, nejmladší sedimenty jsou triasového stáří. Výplň české části pánve tvoří osm souvrství. Nejstarší stratigrafickou jednotkou je blažkowské souvrství stáří visé, tvořené hrubozrnnými klastiky ukládané v prostředí divočících toků. Po hiátu se koncem namuru začínají ukládat sedimenty až 1 km mocného žacléřského souvrství, ve kterém převažují šedé proluviální a aluviální sedimenty, ve spodní části bohatě uhlonosné. V nadložním odolovském souvrství (astur-stephan B) má většina uloženin červené zbarvení (arkózy, prachovce, jílovce). Po hiátu se uložilo souvrství chvalečské (stephan C-autun) tvořené opět cyklicky zvrstvenými pískovci, prachovci a jílovci, ojediněle s horizonty šedých prachovců. V nadloží leží broumovské souvrství, dále pak trutnovské, bohuslavické a bohdašínské souvrství. Poslední ze souvrství je již triasového stáří, předchozí se ukládala v průběhu permu (Pešek a kol., 2001).

Ze sedimentů žacléřského souvrství pocházejí nálezy druhu *Lepidodendron selaginoides*. Této jednotce proto věnuji podrobnější popis v následující kapitole.

4.2.1 Žacléřské souvrství

Ukládání sedimentů stáří svrchní namur-bolsov probíhalo po hiátu a přestavbě sedimentačního prostoru. Nejvyšší mocnost souvrství, až 1 km byla zjištěná na Žacléřsku. Souvrství je v české části pánve děleno na lampertické, dolsko-žďárecké a petrovické vrstvy. Všechny tyto jednotky obsahují psefity, psamity, aleuropelity a uhelné sloje, místy i vulkanogenní horniny. Naspodu bývají slepence petromiktní, zpravidla s velkými valouny. Směrem do nadloží se rozměr valounů zmenšuje a převládají oligomiktní slepence. Stejným směrem klesá i velikost písčitých zrn. Ve svrchní části stoupá pestrost mineralogického složení pískovců (Pešek a kol., 2001).

Spodní část žacléřského souvrství tvoří lampertické vrstvy, které začínají bazálními brekciemi, často s červenavě zbarvenými vložkami aleuropelitů. Na bázi této jednotky je asi 100 m mocný oddíl s polohami slepenců. Další část vrstev o mocnosti kolem 600 m obsahuje na většině území sedimenty se čtyřčlennými až šestičlennými základními sedimentačními cykly typu slepenec-pískovec-prachovec-jílovec-uhelná sloj-jílovec, z nichž poslední dva členy cyklu mohou chybět. Uhlenné sloje náleží souslojí Dolu Šverma. Počet uhelných slojí je až kolem 60 a jejich mocnost se pohybuje v průměru kolem 1 m. Soubor bezuhelných cyklů o

celkové mocnosti 40-60 m dělí souslojí Dolu Jan Šverma na skupinu nadložních a podložních slojí (Pešek a kol., 2001).

Dolsko-žďárecké vrstvy nasedají zpravidla ostře na podložní lampertické vrstvy nebo na krystalinikum. Vyskytují se na mnohem větším území než lampertické vrstvy. Obvyklá mocnost těchto vrstev je 200-300 m. Na Žacléřsku při z. okraji pánve převažují hnědavé až pestré slepence a pískovce. Směrem do středu pánve jsou ca 200 m mocné sedimenty tvořeny větším množstvím jemnějších klastik. Ve zbarvení sedimentů se výrazně uplatňuje barva šedá. Při bázi vrstev se na Žacléřsku vyskytují až čtyři tenké uhelné sloje patřící k souslojí Dolu Jan Šverma. Zhruba 120 m nad bází je obzor sloje Aegidi. Při stropu vrstev je místy až 50 m mocný štrumpfbašský slojový obzor s významnější slojkou Agnes (Pešek a kol., 2001). Na Svatoňovicku kolísá počet slojí mezi 6-11 a sdružují se do strážkovického, respektive bukovského souslojí (Tásler a kol., 1979).

V nadloží následují petrovické vrstvy. Styk s dolsko-žďáreckými vrstvami je většinou ostrý a erozní. Mocnost vrstev je variabilní, kolísá v rozmezí 50-400 m (Pešek a kol., 2001). Podle valounové asociace petromiktních slepenců se vymezují dvě území s odlišnou zdrojovou oblastí (Tásler a kol., 1979). Na severozápadě jsou hrubě balvanové až blokové slepence křenovské s převahou plástevnatých ortorul s namodralým křemenem, na J balvanové slepence hronovské s převahou šedých sedimentárních křemenců a zjílovatěných eruptiv. Rozměr valounů do centra pánve a nadloží klesá. Při stropu vrstev je několik poloh tmavě šedých aleuropelitů, na Svatoňovicku je v nich uhelná slojka označovaná jako petrovická (Pešek a kol., 2001).

5 Metodika práce a materiál

Studovaný paleontologický materiál pochází z kontinentálních (limnických) svrchnopaleozoických pánví Českého masivu, které jsou z regionálně-geologického hlediska na českém území děleny do čtyř oblastí: středočeské a západočeské, lužické, krušnohorské a oblasti brázd (Pešek a kol., 2001).

Paleontologický materiál vztahující se k druhu *Lepidodendron lycopodioides* byl nasbírán v oblasti středočeské a západočeské, zatímco veškeré nálezy druhu *L. selaginoides* pocházejí z oblasti lužické, konkrétně z pánve vnitrosudetské.

Metodika byla založena na do značné míry originální morfometrické analýze v programu AutoCAD 2D. Kromě klasických parametrů, délka/šířka polštářků, ev. délka polštářku/průměr větve, jsem vyzkoušel celou řadu dalších parametrů, z nichž se většina ukázala využitelná.

Výsledná vizualizace větve obou druhů plavuní prošla několika fázemi kreslení a modelování (obr. 42-46, obr. 71-73). První nákresy vznikaly v programu Autodesk AutoCAD Architecture, kde se pomocí naskenovaného obrázku vytvořily první 2D schémata podle charakteristického způsobu větvení (přesnost v mm). Odtud byl program exportován do programu Graphisoft Archicad, kde byl i vymodelován do 3D. Z tohoto programu jsem následně vyexportoval 3D model do programu Artlantis. Zde byly vytvořeny jednoduché vizualizace větvení plavuní *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*, kde si můžeme prohlédnout, jak by tyto větvičky ve skutečnosti mohly vypadat. Pro reálnější představu byl z programu Graphisoft Archicad vyexportován 3D model ještě do programu Cinema 4D a zde vznikly finální téměř fotorealistické rendry (vizualizace).

Synonymika druhů *L. lycopodioides* a *L. selaginoides* byla sestavena revizí existující synonymiky k těmto druhům uvedené v práci Jongmanse (1929). Až na výjimky bylo možné prověřit všechny nálezy uváděné pod těmito druhovými jmény. V úvahu byly brány pouze nálezy dostatečně podrobně popsané a vyobrazené, u nichž bylo možné s dostatečnou věrohodností rozhodnout, zda mnou revidovaným druhům skutečně odpovídají či nikoli. Tam, kde to kvalita vyobrazení umožnila, jsem zkusil, zda zobrazené vzorky zapadají do příslušných grafů a tím si potvrdil, že tyto vyobrazené vzorky patří k jednomu nebo druhému druhu. Nicméně otazníkem jsem označil takové případy, u nichž nebylo možné spolehlivě rozhodnout, zda danému druhu skutečně odpovídají, ale většina znaků této shodě nasvědčovala. Častým zdrojem nejistoty byla nízká kvalita vyobrazení. U takto označených případů nebylo možné měřit morfometrické parametry a porovnat je s revidovanými druhy.

Ostatní případy, které jsem do revidované synonymiky nezahrnul, považuji buď za odlišné druhy, nebo jejich určení nebylo možné spolehlivě prověřit. Z novějších zmínek revidovaných v publikacích po roce 1929 jsem vycházel zejména z prací Němejce (1947) a Crookala (1964).

6 *Systematická část*

Hrabě Šternberk v roce 1820-38 definoval kolekci, na základě níž definoval jednotlivé rostlinné druhy. V tomto díle mylně definoval dva rostlinné druhy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides* tak, že k jednomu biologickému druhu přiřadil dva biologicky zcela odlišné druhy. Mým úkolem bylo vyřešit nomenklatorickou otázku, tedy, který druh se bude jak jmenovat, dále tyto druhy popsat a následně provést jejich srovnání.

V typové kolekci obsahující tři vzorky je jeden vzorek biologicky odlišný od dalších dvou biologicky identických vzorků. Pro tento vzorek E683 použil Šternberk pouze označení *L. selaginoides*, proto jsem toto pojmenování pro tento druh ponechal. Pro další dva biologicky identické vzorky představující druhý druh, pro které Šternberk původně ponechal dvojí druhové označení *L. selaginoides* a *L. lycopodioides* jsem vybral druhé druhové označení, tj. *L. lycopodioides* a tím vyřešil nomenklatorickou otázku.

Třída *Lycopsida*

Oddělení *Lepidodendrales*

Rod *Lepidodendron* STERNBERG, 1820

Typový materiál – *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG, 1821, E1683

– *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG, 1821, E4743

– *Lepidodendron lycopodioides* STERNBERG, 1821, E4744

***Lepidodendron lycopodioides* (STERNBERG, 1821)**

1821 *Lepidodendron lycopodioides* STERNBERG, vol. I, 2: 26, tent. 31, pl. 16, figs 1, 2 (E 4743), 4

≡ 1825 *Lycopodiolites elegans* STERNBERG, vol. I, 4: tent. 8, nom. Illegit., Art. 52.1

= 1821 *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG, vol. I, 2: 26, tent. 31, pl. 17, fig. 1 (E 4744)

= 1875 *Lycopodites selaginoides* Feistmantel, Böhmen, Paleontogr., XXIII, 2, t. 1 (30), f. 1, 2; t. 2 (31)

= 1875 *Lycopodium carbonaceum* Feistmantel, Böhmen, Paleontogr., XXIII, p. 183, t. 30, f. 1, 2

= 1878 *Lepidodendron selaginoides* Lebour, Catalogue of the Hutton Collection, p. 75 (Enumeration of Hutton's specimens)

= 1904 *Lepidodendron lycopodioides* Zalessky, Vég. Foss. Donetz, I, Lycopodiales, Mém. Com. Géol. St. Pétersbourg, N. S., Livr. XIII, p. 25, 96, Textf. 3.

= 1914 *Lepidodendron lycopodioides* Bureau, Flore du Bassin de la Basse Loire, p. 118; Atlas, 1913, t. 28, f. ? 5; t. 37, f. ? 2-4, ? 5, ? 7 (fruct. = *Lepidostrobus variabilis*, Expl. des Pl. und Text p. 162); In der Tafelerklärung noch: t. 34, f. 1-6

= 1914 *Lepidodendron selaginoides* Bureau, Flore du Bassin de la Basse Loire, p. 130, t. 35, f. ? 1-3; t. 36, f. ? 1; t. 36 bis, f. 1

= 1947 *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG; Němejč: 72, pl. 2, fig. 6 (E 4743, spodní část vzorku), pl. 3, figs 1 (E 4744), 2, 3 (E 4743)

Lektotyp. – *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG 1821/E4743, *Lepidodendron lycopodioides* STERNBERG 1821/E4744, uloženy v paleontologické sbírce v Národním muzeu v Horních Počernicích.

Materiál. – Kromě lektotypu jsou k dispozici další exempláře uloženy v Národním muzeu v Horních Počernicích a v Plzni. K dispozici jsem měl minimálně 100 vzorků z Národního muzea a přes 30 kusů ze ZČM v Plzni.

Typová lokalita. – Oba typové vzorky tohoto druhu jsou ze stejné lokality; Svinná u Radnic, radnická pánev, západní Čechy.

Typová stratigrafická jednotka. – Horniny (bělky a brousky) brouskového obzoru ve stropu spodní radnické sloje (bolsov).

Emendovaná diagnóza. – Listové polštářky ploché, úzkého asymetrického protáhlého kosočtverečného tvaru, mírně sinusovitě prohnuté, horní okraj pozitivu polštářku stočený mírně vpravo, dolní konec směřuje na opačnou stranu, délko-šířkový poměr přibližně 5, úhly polštářku se s průměrem osy nemění, laterální úhly v rozpětí hodnot 25-35°, horní a dolní úhel dosahují hodnot 150-165°, nepravá listová jizva trojúhelníkového tvaru, kýl průběžný ale nevýrazný s příčnými striacemi.

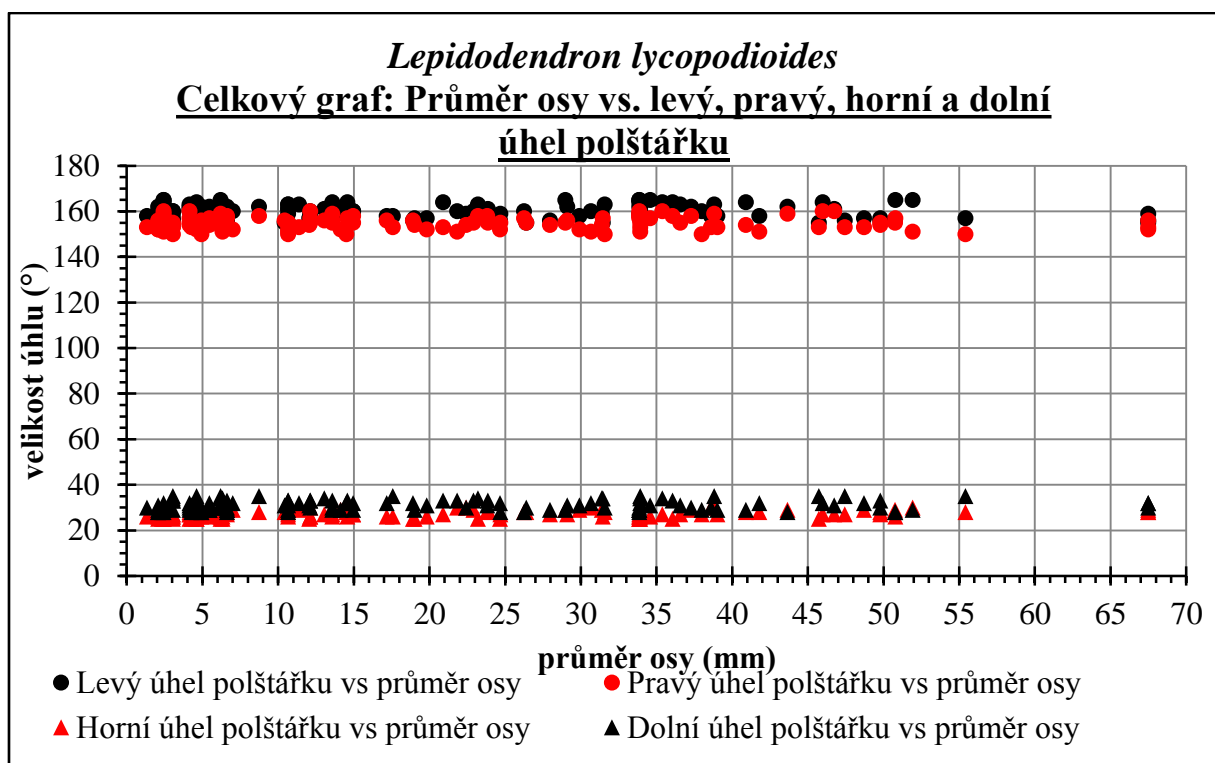
Popis. – Listové polštářky plavuně druhu *Lepidodendron lycopodioides* mají jedinečný tvar, který jej činí snadno odlišitelný od ostatních druhů. Polštářky jsou úzkého asymetrického protáhlého kosočtverečného tvaru. Horní a dolní část polštářku, kterými listová báze přisedá k větvi, tvoří ostré úhly, laterální strany (laterální úhly) jsou zaoblené. Polštářek je mírně sinusovitě prohnutý. Při pohledu na povrch skutečného kmene (pozitiv), se horní konec polštářku mírně obloukovitě stáčí k pravé straně, zatímco dolní konec nepatrně obloukovitě směřuje na opačnou stranu.

Velikosti všech úhlů polštářku vykazují určité nepatrné rozpětí hodnot (obr. 15-17). Horní úhel se pohybuje v rozmezí 25-30°, dolní 28-35°, pravý 150-160° a levý úhel dosahuje hodnot 155-165°. Z tohoto tedy vyplývá, že horní úhel < dolní úhel, pravý úhel < levý úhel, i když jen v nepatrných hodnotách. Hodnoty laterálních úhlů platí pro pozitiv, u negativu se hodnoty laterálních úhlů naopak prohodí.

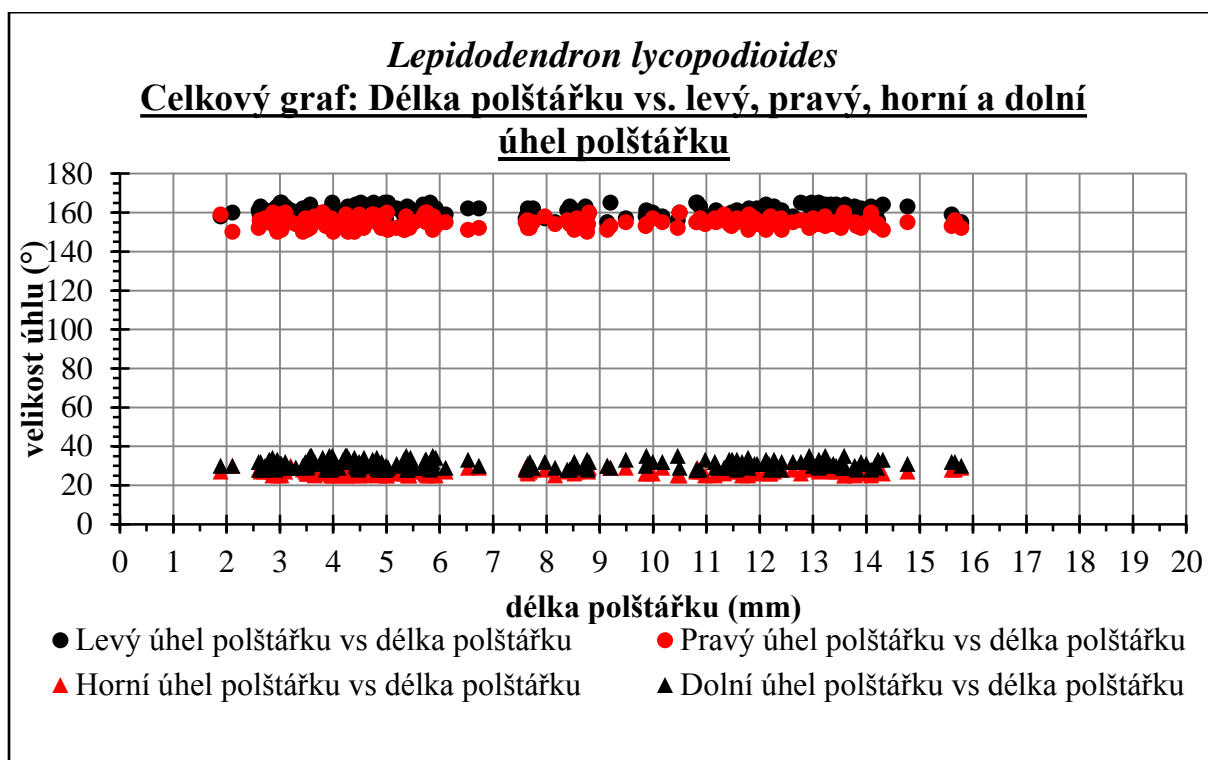
Nejmenší měřitelný polštářek na větvičce o průměru 1,34 mm měří na délku 1,89 mm a 0,33 mm na šířku. Naopak největší polštářek na větvičce o průměru 67,49 mm dosahuje délky 15,78 mm a šířky 3,19 mm (obr. 18). Vztah mezi jednotlivými úhly listových polštářků a průměrem osy či velikostí polštářků zachycují grafy na obr. 15-17. Z grafů je patrné, že úhly polštářků se ani s rostoucí velikostí polštářků ani se zvětšujícím se průměrem větví nemění. Polštářek si tak uchovává svůj charakteristický tvar bez ohledu na pozici na rostlině. Z tohoto důvodu je i vztah mezi délkou a šířkou polštářku lineární (obr. 18) a oba parametry se s rostoucí velikostí polštářku mění proporcionálně. Naopak vztah mezi délkou polštářku a průměrem osy nám vyjadřuje exponenciální závislost (obr. 19). Jinými slovy, s rostoucím průměrem osy větvičky narůstá délka polštářku exponenciálně. Podobnou závislost lze sledovat i mezi šířkou polštářku a průměrem osy (obr. 20).

Největší šířka polštářku je mírně nad středem. Délko-šířkový poměr listového polštářku je přibližně 5, šířko-délkový přibližně 0,2 (obr. 21 a 22).

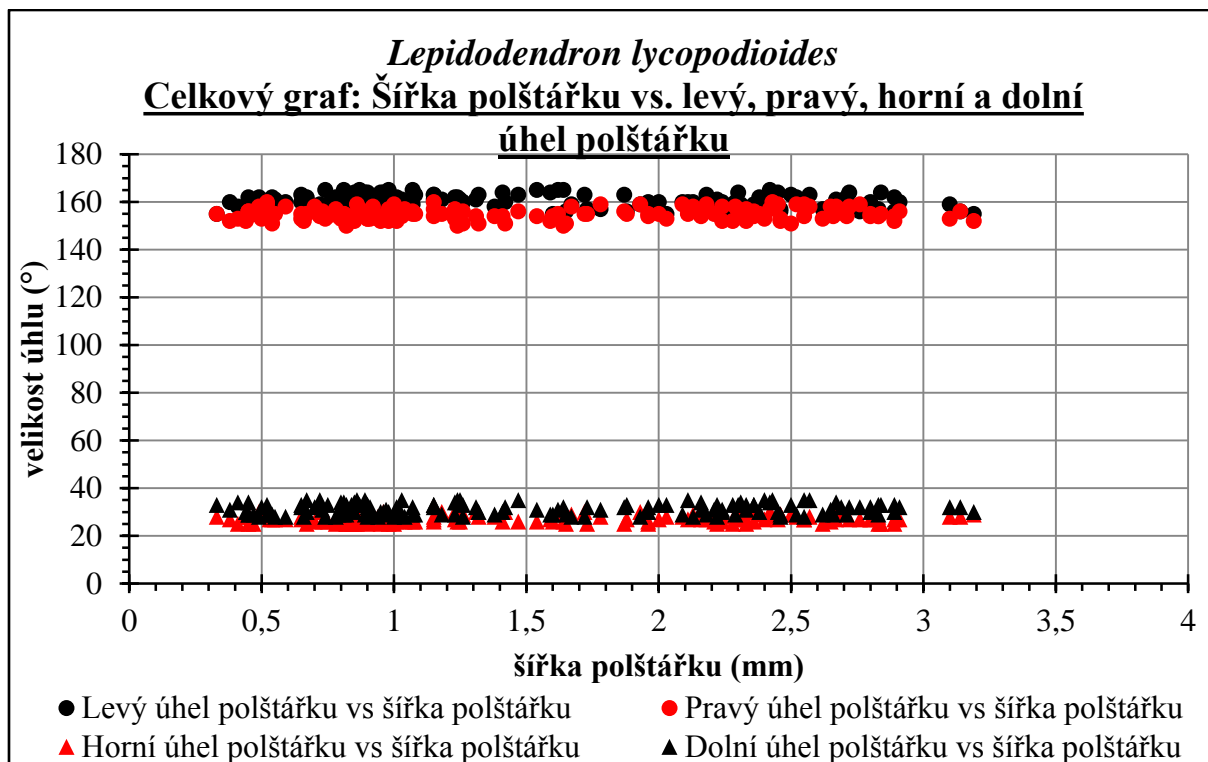
Polštářky mají zřetelnou nepravou listovou jizvu tvaru téměř rovnostranného trojúhelníka. Přítomnost nepravé jizvy je způsobena listy, které v době fosilizace byly dosud k větvím připevněny. Ty jsou přítomny prakticky na všech studovaných nálezech patřících k tomuto druhu. Úhel horní části této jizvy dosahuje hodnot 50-65° (obr. 23-25).



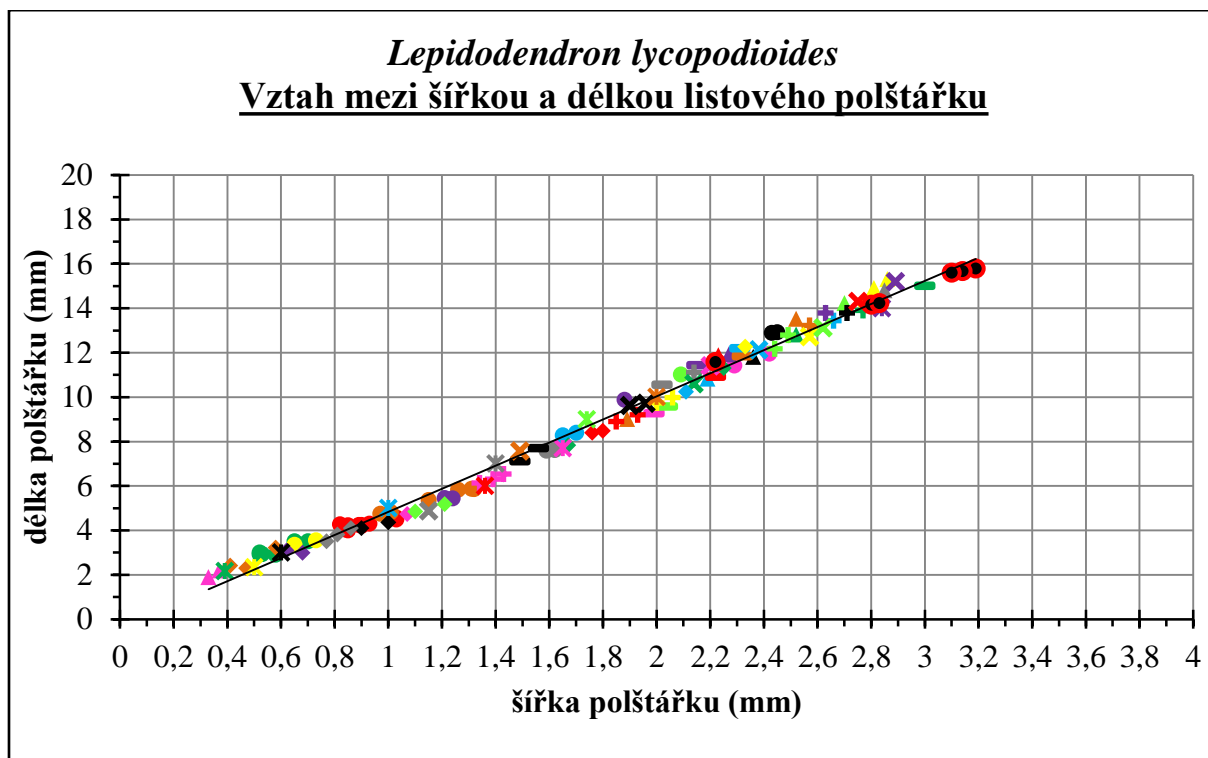
Obr. 15 Velikost úhlů polštářku vs. průměr osy (71 vzorků, 133 měření)



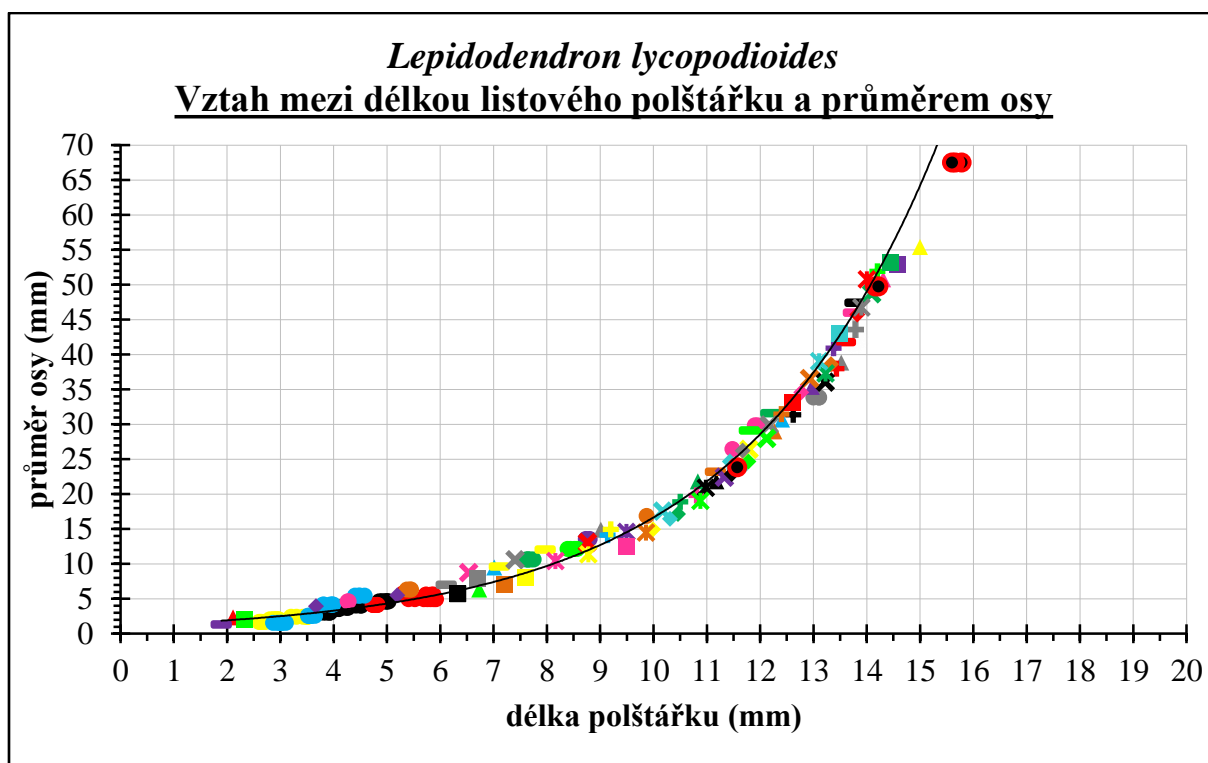
Obr. 16 Velikost úhlů polštářku vs. délka polštářku (71 vzorků, 144 měření)



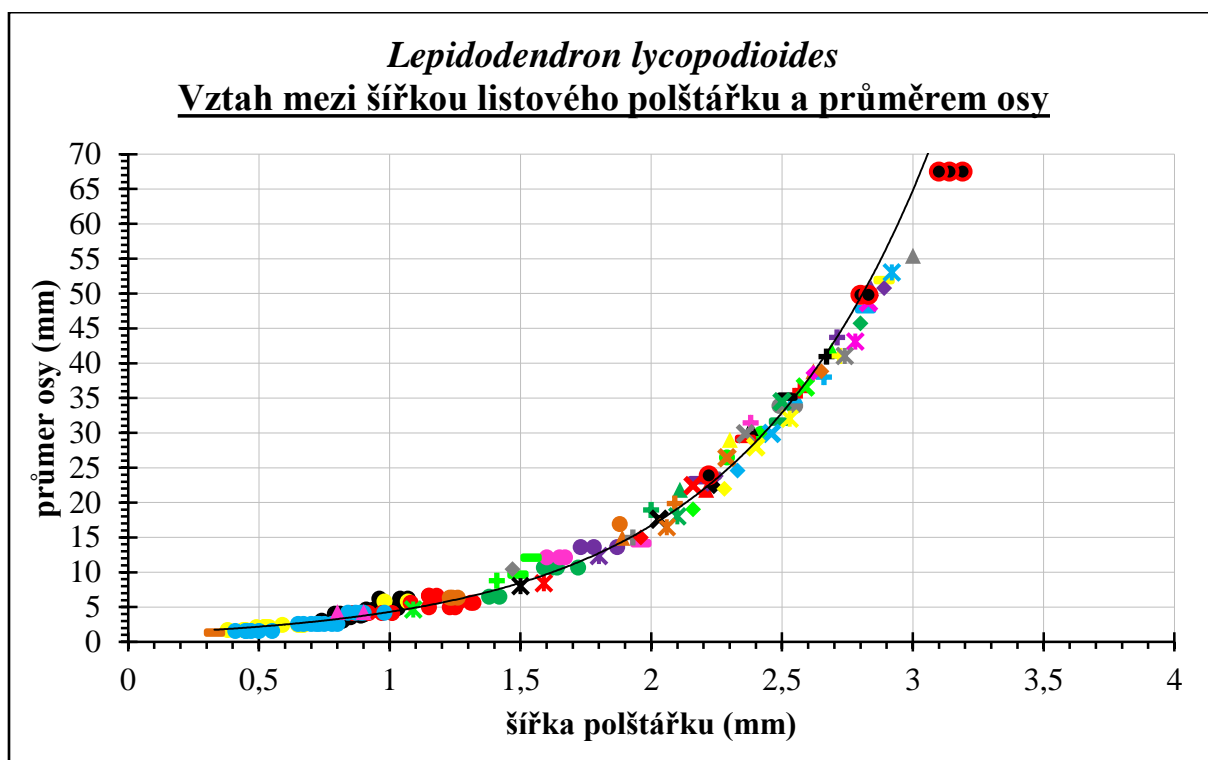
Obr. 17 Velikost úhlů polštářku vs. šířka polštářku (71 vzorků, 139 měření)



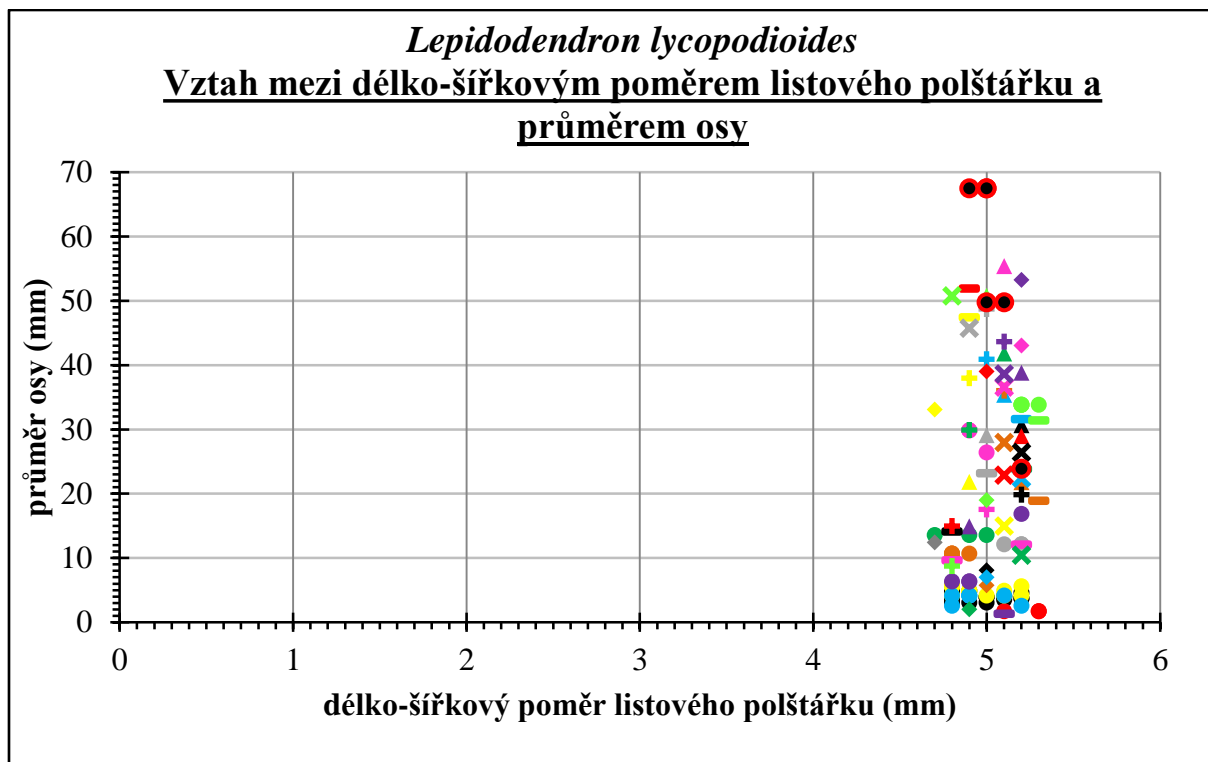
Obr. 18 Vztah mezi šířkou a délkou listového polštářku (71 vzorků, 122 měření)



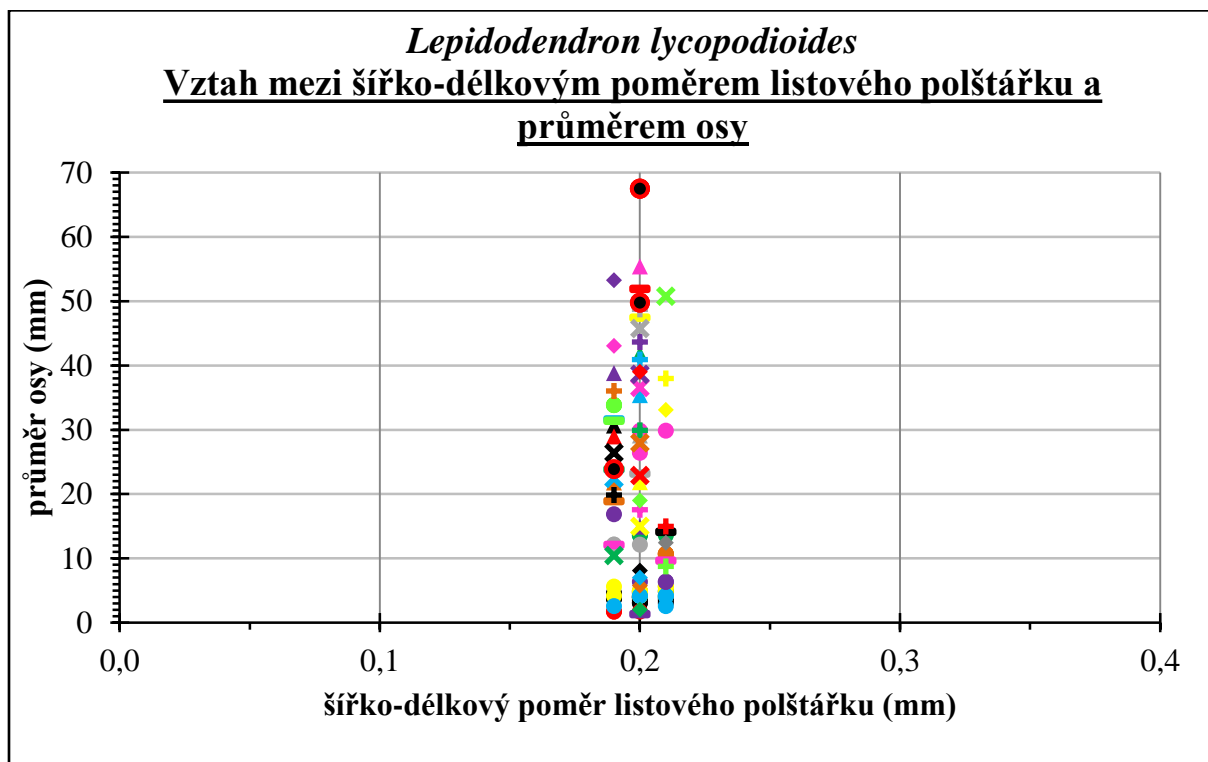
Obr. 19 Vztah mezi délkou listového polštářku a průměrem osy (81 vzorků, 197 měření)



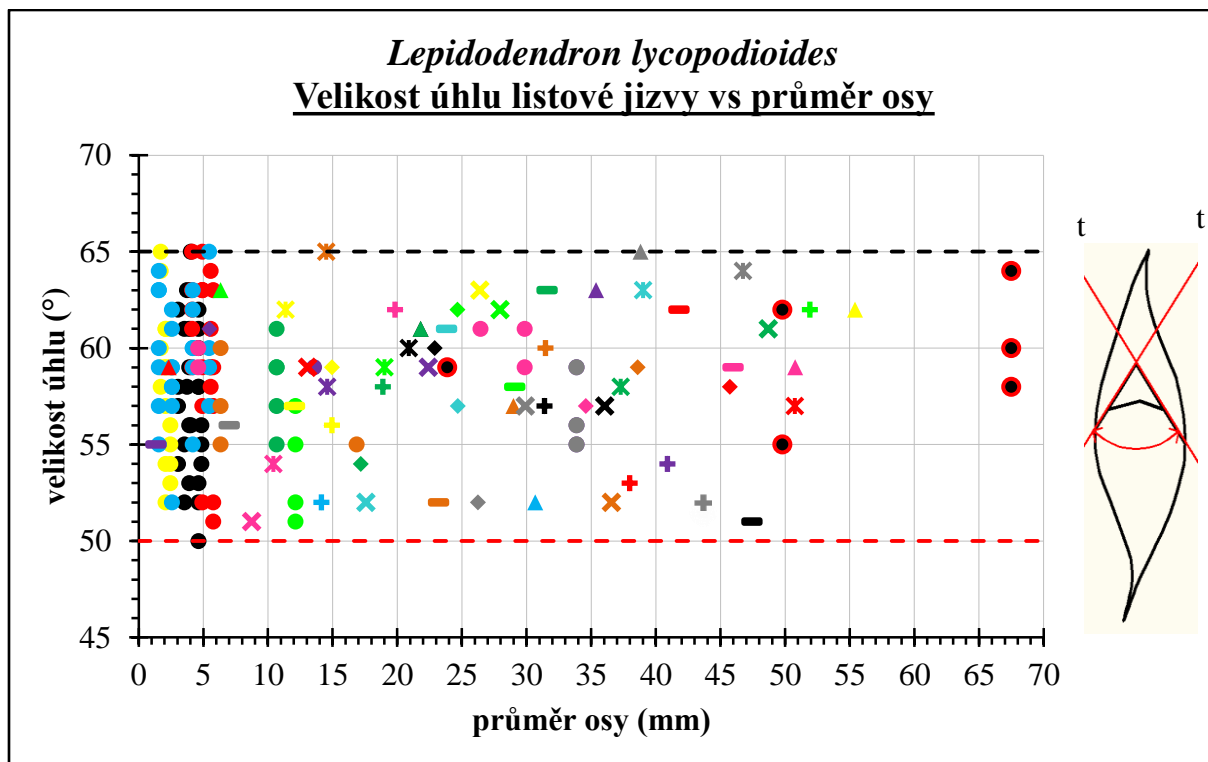
Obr. 20 Vztah mezi šířkou listového polštářku a průměrem osy (71 vzorků, 162 měření)



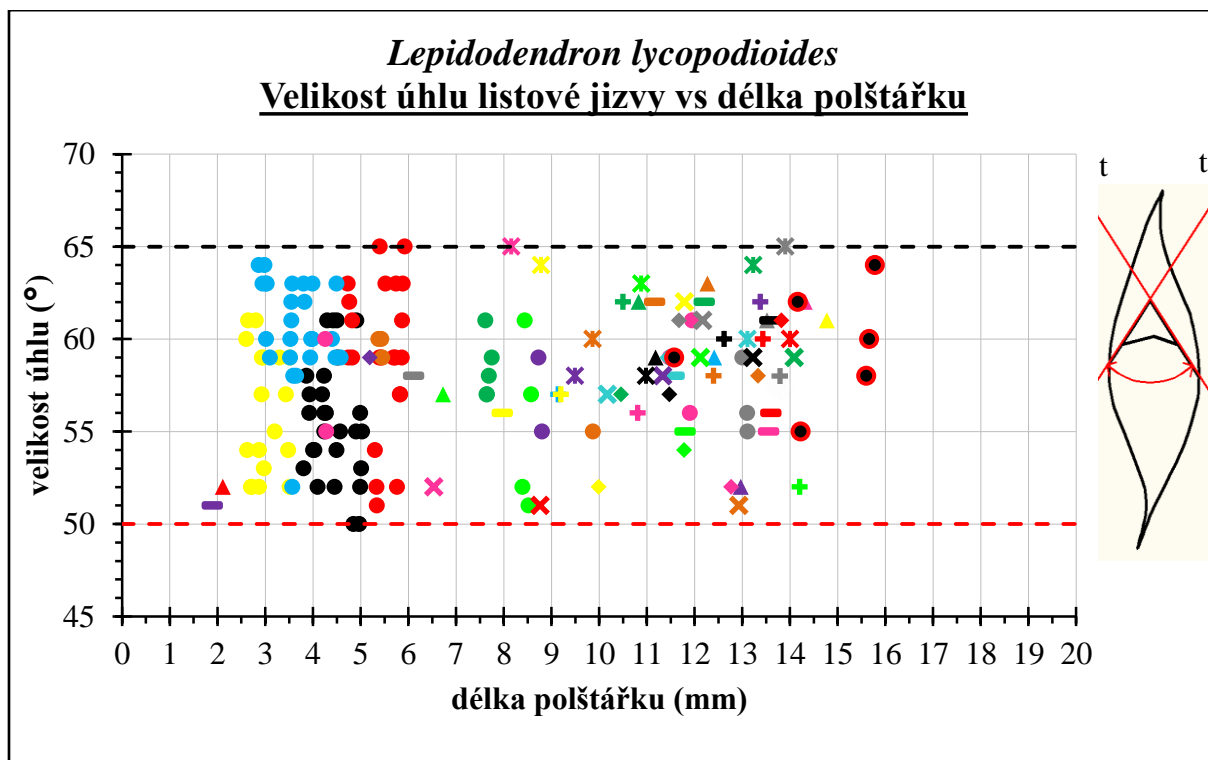
Obr. 21 Vztah mezi délko-šířkovým poměrem listového polštářku a průměrem osy (61 vzorků, 119 měření)



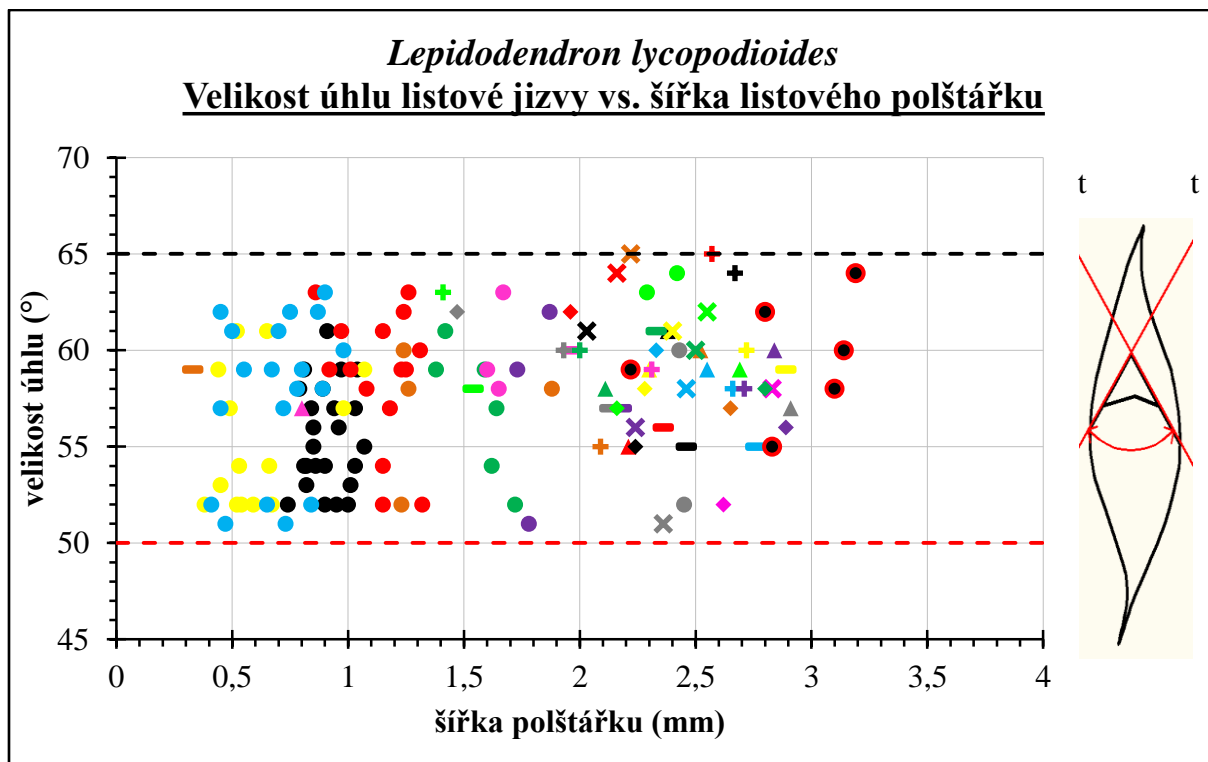
Obr. 22 Vztah mezi šířko-délkovým poměrem listového polštářku a průměrem osy (61 vzorků, 119 měření)



Obr. 23 Velikost úhlu listové jizvy vs. průměr osy (61 vzorků, 180 měření)



Obr. 24 Velikost úhlu listové jizvy vs. délka polštářku (61 vzorků, 195 měření)



Obr. 25 Velikost úhlu listové jizvy vs. šířka polštářku (61 vzorků, 148 měření)

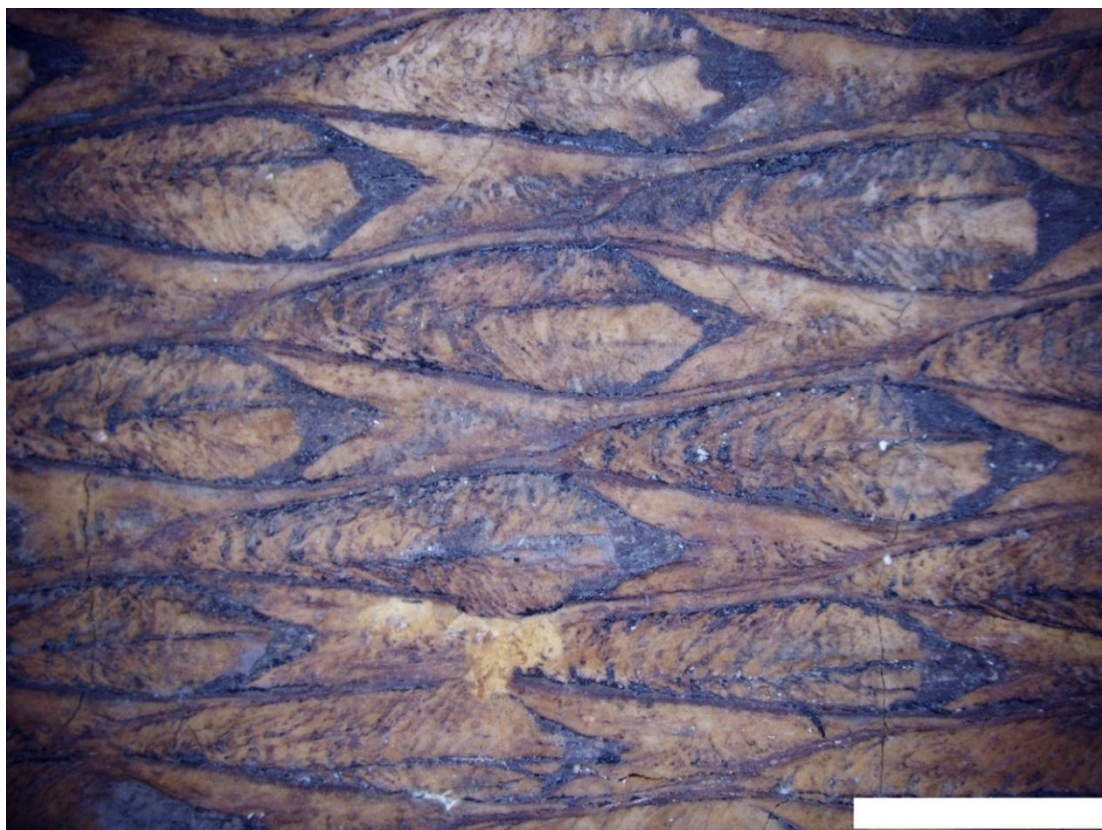
Na dolní části pravé jizvy jsou tři vtisky, z nichž prostřední, výše položený, vyznačuje místo, kudy cévní svazek vbíhal z kmene do listu, kdežto obě postranní, níže položené, poukazují na místa vzdušného pletiva (parenchymatická tkáň) ústící do listu, tzv. foliární parichnos. Infrafoliární parichnos chybí.

Listová jizva leží mírně nad středem polštářku, těsně nad listovou jizvou je jizvička znázorňující pozici liguly. Od jizvy směrem k dolnímu a hornímu okraji polštářku se táhne více nebo méně zřetelný kýl jdoucí od 1/4 délky polštářku až přibližně ke 3/4 délky polštářku. Dolní část kýlu pod jizvou je více viditelná a mírně vystouplá. Dolní kýl je nejvystouplejší v centrální části kolem listové jizvy. Horní kýl, méně viditelný, je plochý až mírně prohnutý. Na polštářku jsou charakteristické boční linky běžící z listové jizvy až k okraji polštářku. Boční linky jsou nejvýraznější u listové jizvy, směrem k okrajům polštářku jsou méně nápadné. V dolní části polštářku pod bočními linkami jsou nepravidelné striace (vrásky) téměř po celé šířce polštářku. Jejich nápadnost narůstá od okraje ke kýlu v dolní části polštářku.

Níže v tab. 1 uvádím základní údaje o listovém polštářku, dále na obr. 26-28 je detailní pohled na listovou bázi plavuně *Lepidodendron lycopodioides*.

Listový polštářek		<i>Lepidodendron lycopodioides</i>
	Tvar	Úzký kosočtverečný protáhlý
	Největší šířka	Mírně nad středem
	Délka: Šířka	4:1 – 5:1
	Úhly (horní, dolní, levý, pravý)	25-30°; 28-35°; 150-160°; 155-165°
	Vztah mezi délkou a šířkou	Lineární
	Vztah mezi délkou polštářku a průměrem osy	Exponenciální
	Vztah mezi šířkou polštářku a průměrem osy	Exponenciální
	Délko-šířkový poměr	Přibližně 5
	Šířko-délkový poměr	Přibližně 0,2
	Největší (mm) (délka, šířka)	15,78; 3,19
	Nejmenší (mm) (délka, šířka)	1,89; 0,33
Listová jizva	Pozice	Mírně nad hranicí největší šířky
	Tvar nepravé jizvy	Téměř trojúhelníkový
	Úhel horní části nepravé jizvy	50-65°

Tab. 1 Základní údaje o listovém polštářku



Obr. 26 Detailní pohled na listové polštářky vzorku číslo E6346 plavuně rodu *Lepidodendron lycopodioides*, měřítko 2 mm



Obr. 27 Detail listových polštářků typového vzorku číslo E4744 plavuně rodu *Lepidodendron lycopodioides*, měřítko 2 mm



Obr. 28 Detail listových polštářků, *Lepidodendron lycopodioides*

Pro charakteristiku větví a větvení jsem měl k dispozici materiál od nejtenčích koncových větviček o průměru přibližně 0,5 mm (obr. 29) a délky 70 mm, až po nejsilnější nalezené větve o průměru 67,49 mm a délky pravděpodobně 1 m, které se poté nejspíše dále dichotomicky větvily (obr. 30).

U plavuně druhu *Lepidodendron lycopodioides* bylo pozorováno dichotomické a monopodiální větvení. Dichotomické větvení je mírně nerovnoměrné, jedna dceřiná větvička mírně přerůstá druhou. Součet průměrů obou dceřiných větví je větší než průměr osy mateřské (obr. 33-35).

Nejúplnější představu o větvení tohoto druhu lepidodendra poskytl dosud nejkompletnější nález (F16410) ze sbírek ZČM v Plzni (obr. 30). Nález představuje otisky několika větví plavuně *Lepidodendron lycopodioides* dlouhých až 1,3 m. Nejúplnější větve zachycují přechod od poměrně silných větví o průměru 67,49 mm až ke koncovým větvičkám o průměru 0,5 mm. Nejtlustší větve se dále monopodiálně dělí do postranních větví. Postranní větve se dichotomicky dělí do koncových větviček. Nejtlustší větev o průměru 67,49 mm dorůstala délky minimálně 1 m, v tomto místě dosahovala průměru přibližně 50 mm a poté se pravděpodobně mírně nerovnoměrně dichotomicky větvila na osy o průměru 29,8 a 31,2 mm. Tyto dceřiné osy se přibližně po délce minimálně 60 cm dichotomicky dělily na mírně

nerovnoměrné dichotomie o průměru 19,8 mm a 21,5 mm. Poté se asi dělily do koncových větví o průměru přibližně 10-15 mm. Na této nejsilnější větví monopodiálně vyrůstaly přibližně 20 cm od sebe (měřeno na jedné straně) větve o průměru 10-30 mm, které se charakteristicky vidličnatě větvaly. Větev byla nalezená mírně ohnutá, což by nemělo být způsobeno podmínkami fosilizace. Domnívám se, že při jejím průměru osy by se těžko vnějšími podmínkami ohnula. Všechny ostatní materiály tohoto druhu byly nalezeny poměrně rovné.

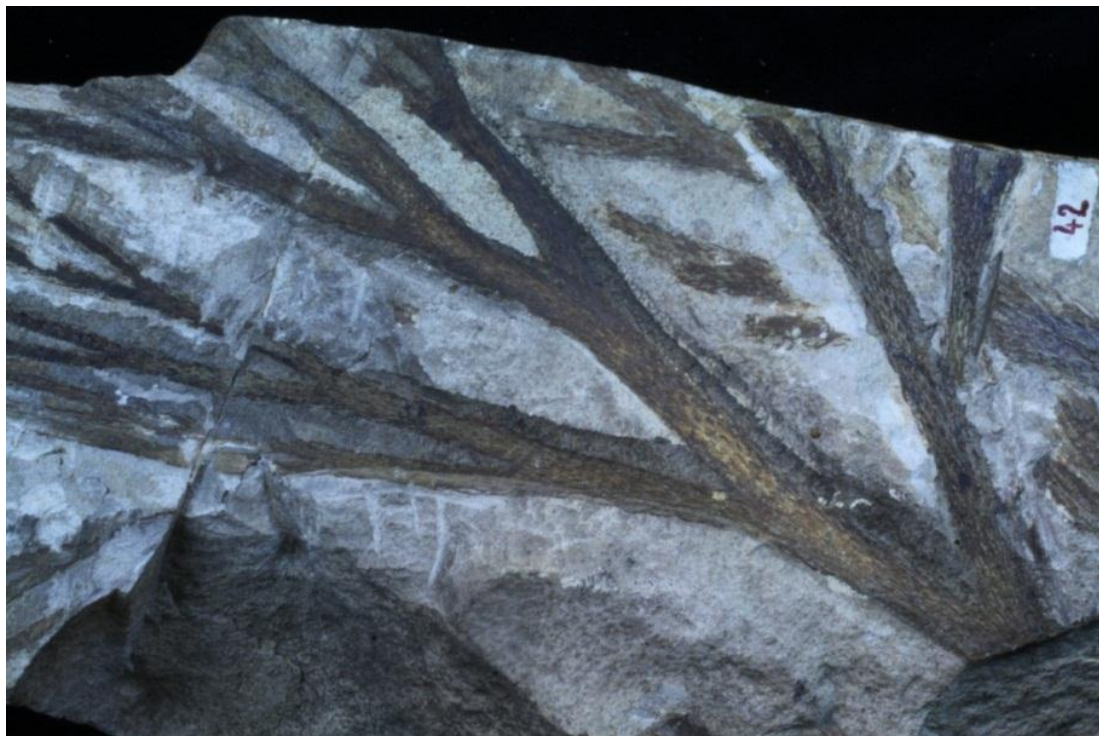
Na nálezech větviček dosahující průměru přibližně 10-30 mm vyrůstajících monopodiálně z větví o větším průměru je zachyceno dichotomické větvení. Tyto větve se většinou charakteristicky 6x za sebou dichotomicky dělí mírně nerovnoměrně na větvičky o menším průměru a součet jejich průměrů převyšuje průměr mateřské osy (obr. 30 a 31). Listové polštářky se mění poměrně plynule, nelze pozorovat náhlou změnu ve velikosti před a za dichotomií.



Obr. 29 Nejmenší větvičky *L. lycopodioides*, F16410



Obr. 30 *Lepidodendron lycopodioides*, F16410, měřítko 70 mm



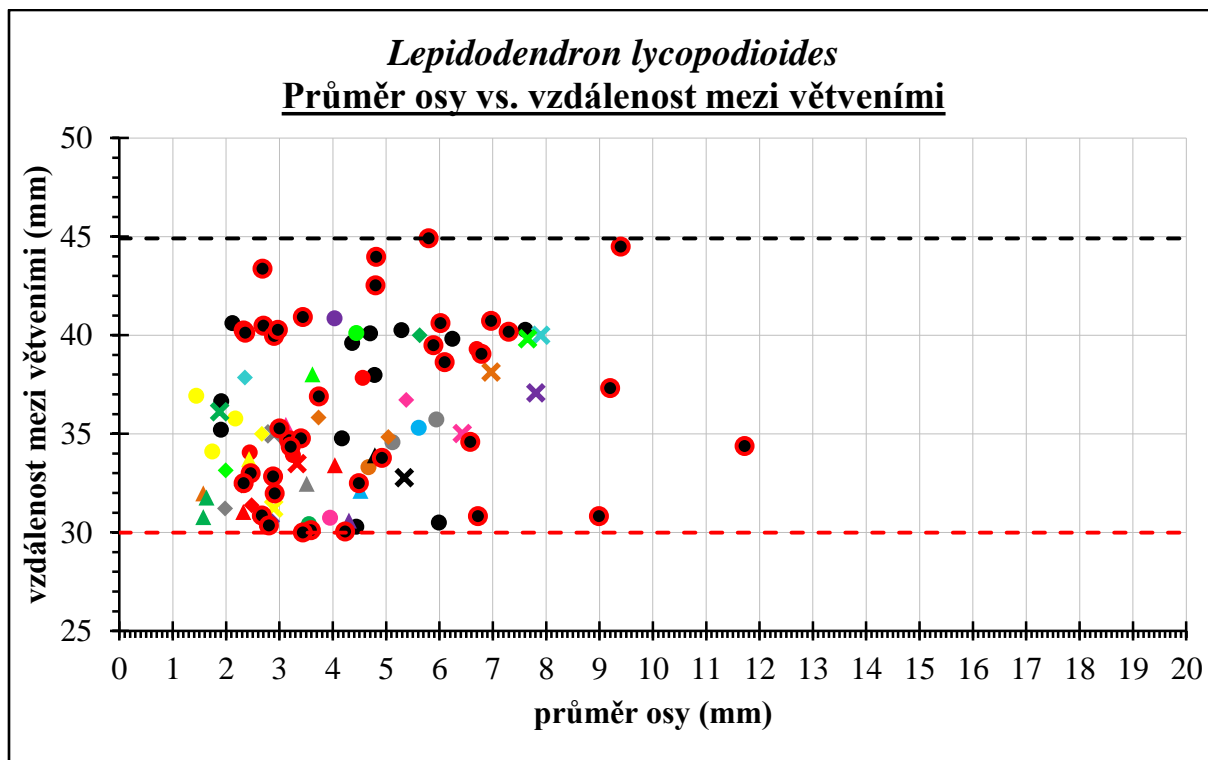
Obr. 31 Typový materiál E4744, *Lepidodendron lycopodioides*, měřítko 15 mm

Vzdálenost sousedních dichotomických větvení byla sledovaná v závislosti na průměru osy větvičky. vzdálenost sousedních dichotomických větvení kolísá v rozmezí hodnot od 30 mm (červeně čárkovaně) do 44,9 mm (černě čárkovaně) (obr. 32). U větviček o průměru 11,72 mm byla vzdálenost dvou větvení 34,38 mm, u osy o průměru 1,44 mm byla vzdálenost větvení 36,93 mm. Z naměřených hodnot vyplývá, že se vzdálenost sousedních dichotomií s průměrem osy od 1,44 mm do 11,72 mm příliš nemění (obr. 32).

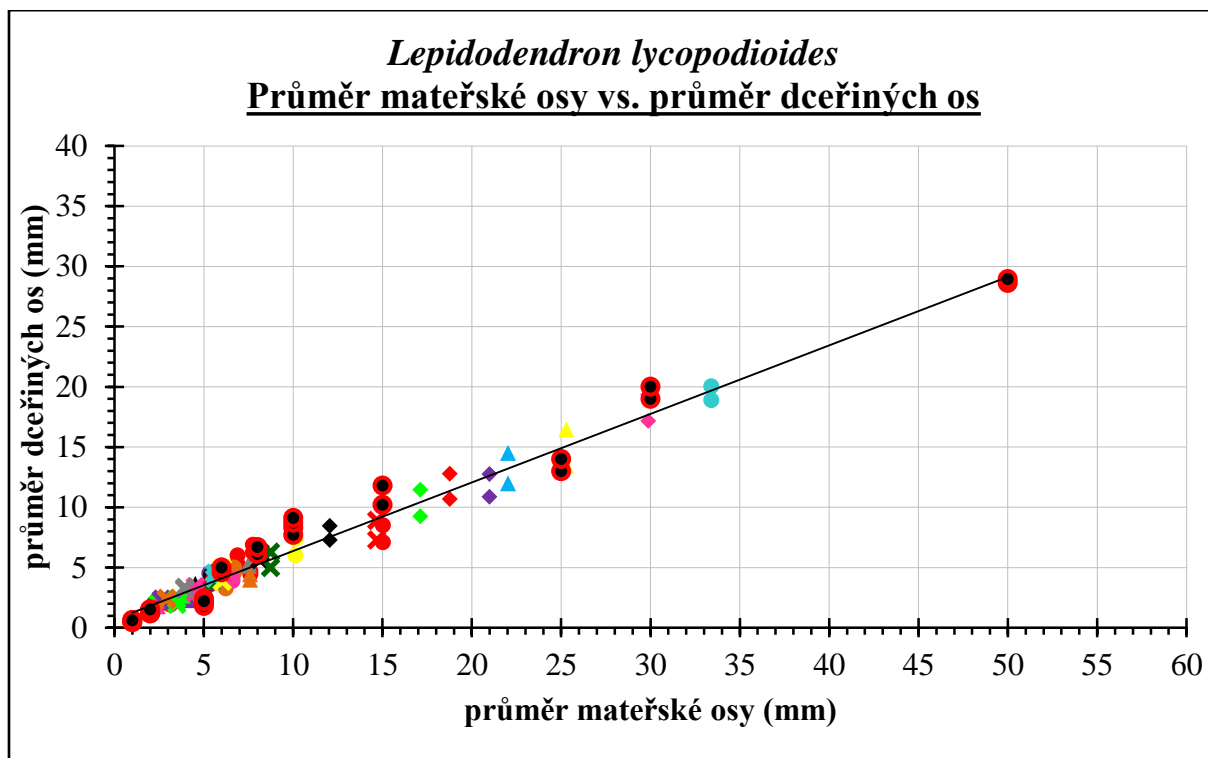
Dále byl sledován vztah mezi průměrem mateřské osy a dceřiných os vzniklých větvením. Obecně lze konstatovat, že se mateřská větev dělí dichotomicky na dvě dceřiné osy o menším průměru a tato závislost je lineární (obr. 33). Jak již bylo řečeno, součet průměrů dceřiných os převyšuje průměr osy mateřské. Nejtenčí mateřská větvička o průměru 1 mm se dělila na dceřiné osy o průměrech 0,5 mm a 0,6 mm. Největší mateřská osa mající v průměru 50 mm, se větvila na dvě dceřiné osy o průměrech 28,6 mm a 28,9 mm.

Z výše uvedených informací vyplývá, že poměr dceřiných os vůči mateřské ose je 0,8-1 (menší průměr dceřiné osy/větší průměr dceřiné osy) a 1-1,3 (větší průměr dceřiné osy/menší průměr dceřiné osy), tedy že dichotomie jsou mírně nerovnoměrné, jedna dceřiná větvička je silnější než druhá (obr. 34 a 35).

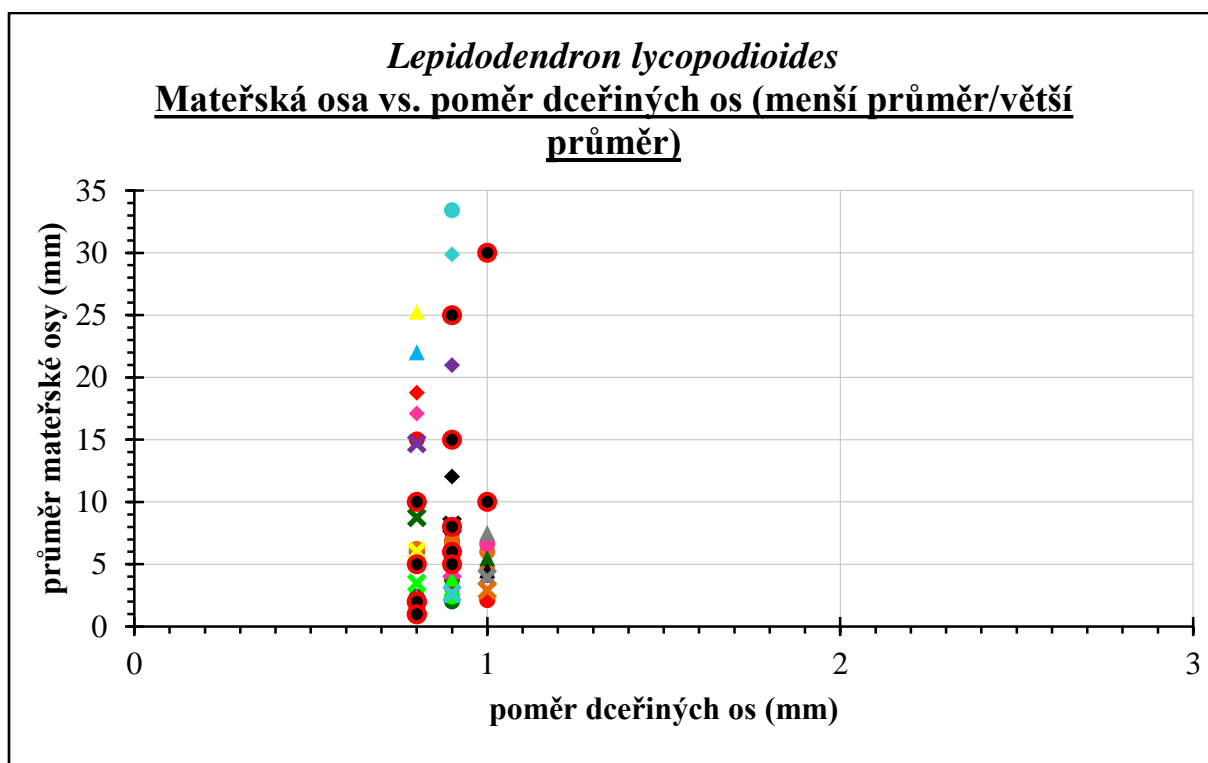
Úhel větvení mateřské osy na osy dceřiné s rostoucím průměrem větvící se osy vykazuje logaritmický trend (obr. 36). Nejmenší větvička o průměru 2,1 mm se dělila pod úhlem 12°, nejsilnější větvička o průměru 25,3 mm se větvila pod úhlem 39°. U tenčích větviček (přibližně 2,1-17,3 mm) byly úhly v rozmezí hodnot 12-33°, u silnějších větví (počínaje průměrem 17,8 mm) se úhel větvení ustálil na hodnotách kolem 40°.



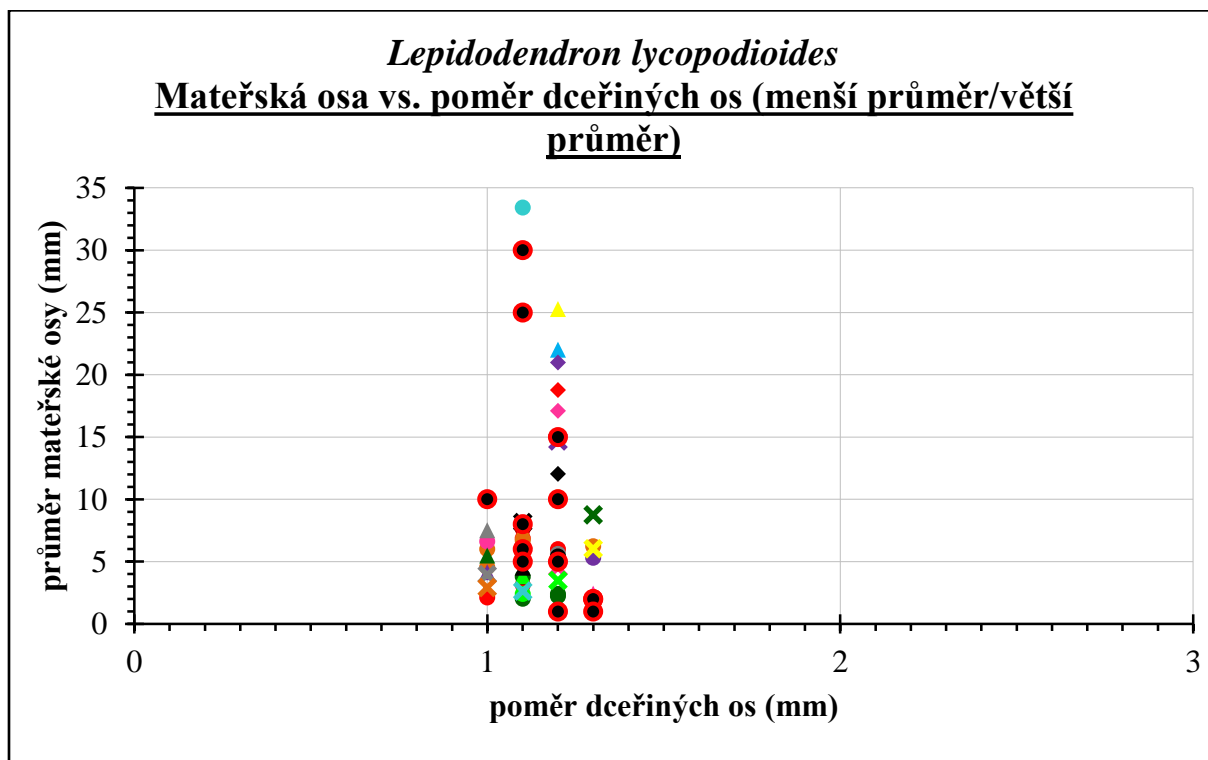
Obr. 32 Průměr osy vs. vzdálenost mezi větvenými (41 vzorků, 61 měření)



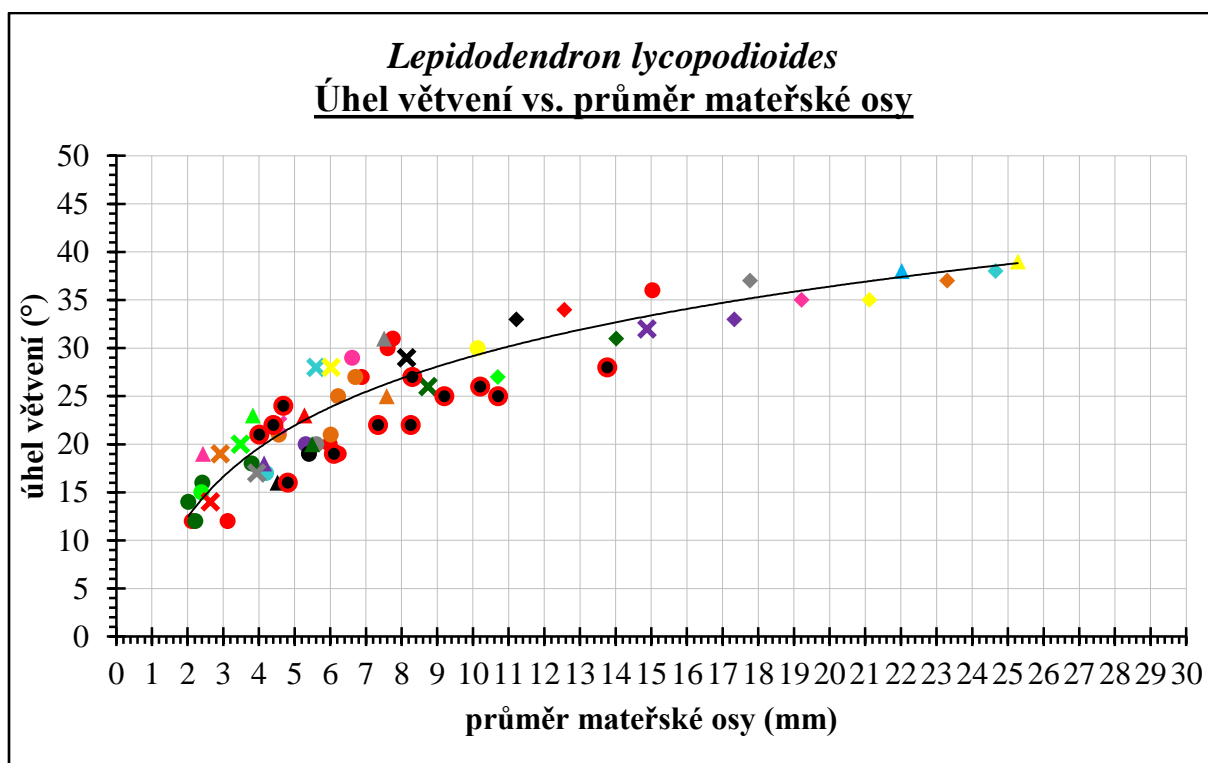
Obr. 33 Průměr mateřské osy vs. průměr dceřiných os (36 vzorků, 62 měření)



Obr. 34 Mateřská osa vs. poměr dceřiných os (menší průměr/větší průměr) (36 vzorků, 62 měření)



Obr. 35 Mateřská osa vs. poměr dceřiných os (větší průměr/menší průměr) (36 vzorků, 62 měření)



Obr. 36 Úhel větvení vs. průměr mateřské osy (41 vzorků, 53 měření)

Jednožilné (mikrofylní) listy druhu *L. lycopodioides* jsou ve srovnání s ostatními lepidodendry malých rozměrů. Největší šířka listu je těsně u báze. Žilka listu nebyla na žádném vzorku pozorována.

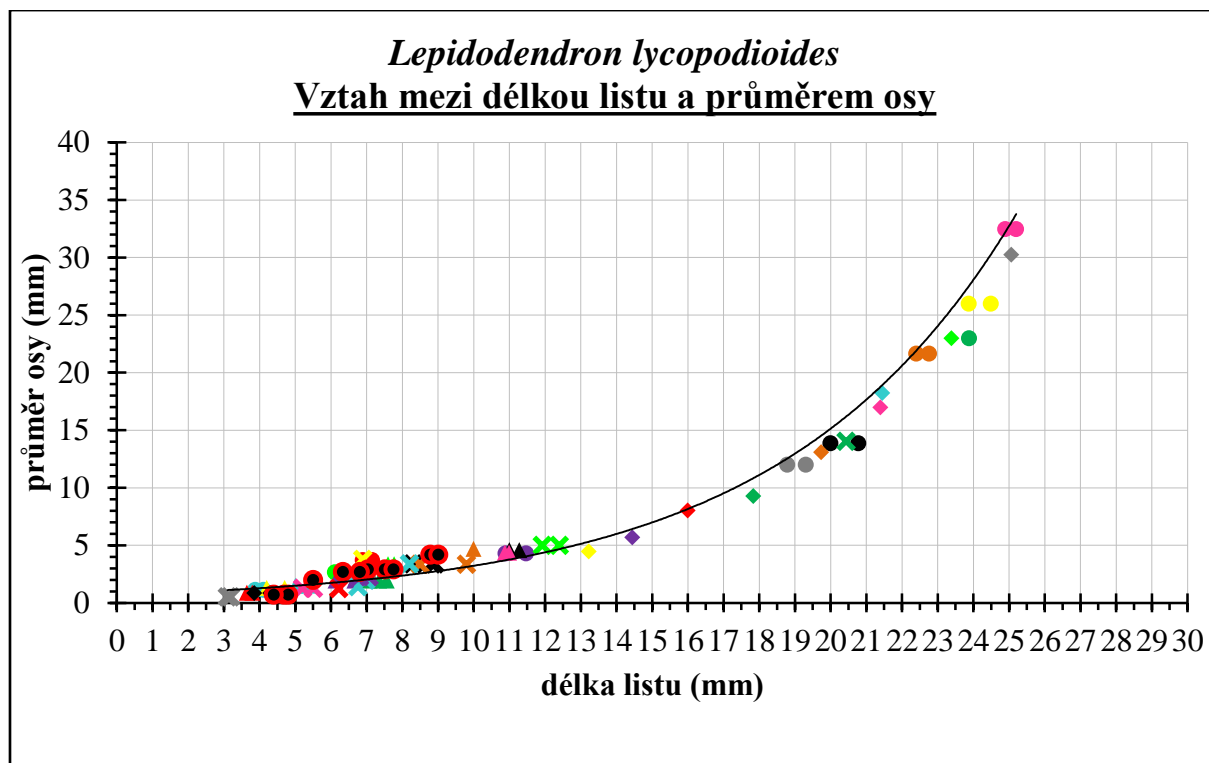
Podobně jako u ostatních stromovitých plavuní se jejich velikost mění s velikostí listových polštářků a ty zase s průměrem osy. Listy na tenkých větvičkách jsou proto vždy menší než na větvích silnějších. Stonky s největšími průměry mají nejdelší listy, je to prvek korelující s determinovaným růstem rostliny (Chaloner a Meyer-Barthaud, 1983). Vztah mezi průměrem osy a délkou listu je exponenciální (obr. 37). Obdobný trend vykazuje vztah mezi délkou (šířkou) polštářku a délkou listu (obr. 38 a 39).

Největší průměr větve, u kterého se daly změřit rozměry listů, měří 32,5 mm. Listy na této větvici dosahují délky kolem 25,2 mm (obr. 37) zatímco jejich šířka se při bázi pohybuje okolo 2 mm. Šířka však rychle klesá na hodnoty okolo 1,5-1,0 mm po většinu své délky. Naopak nejkratší listy na větvici o průměru 0,5 mm jsou jen asi 3,1 mm dlouhé (obr. 37) a okolo 0,5 široké na bázi odkud jejich šířka klesá na hodnoty přibližně 0,3-0,2 mm téměř po celé své délce.

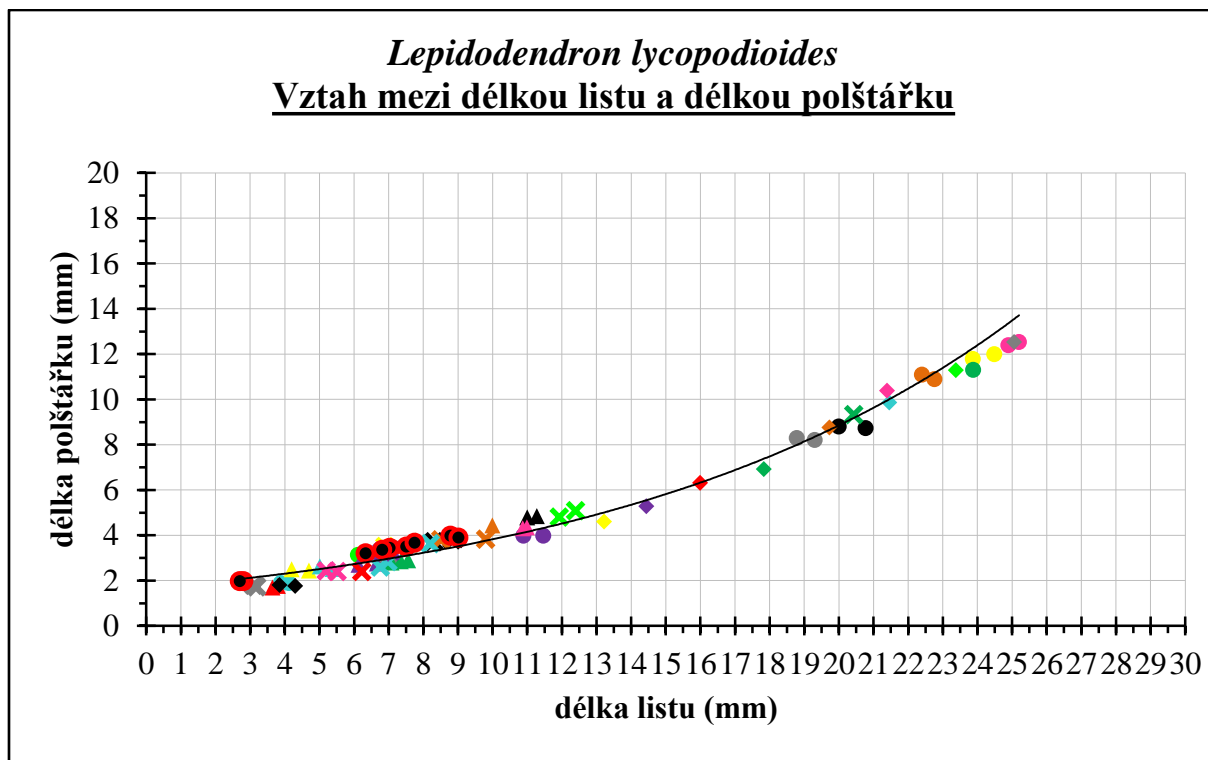
Listy přisedají k listovým polštářkům pod úhlem 15-25° (obr. 40), avšak tento úhel směrem ke špičce, vzhledem k obloukovitému prohnutí listů, klesá tak, že horní polovina listů je již téměř rovnoběžná s osou. Úhel přisedání se s průměrem osy nemění a jak na tenkých,

tak na silných větvích zůstává stejný (obr. 40). Drobné rozdíly v rozmezí 10° lze vysvětlit nejspíše deformacemi při pohřbívání větví v hornině a následnou kompakcí (stlačení).

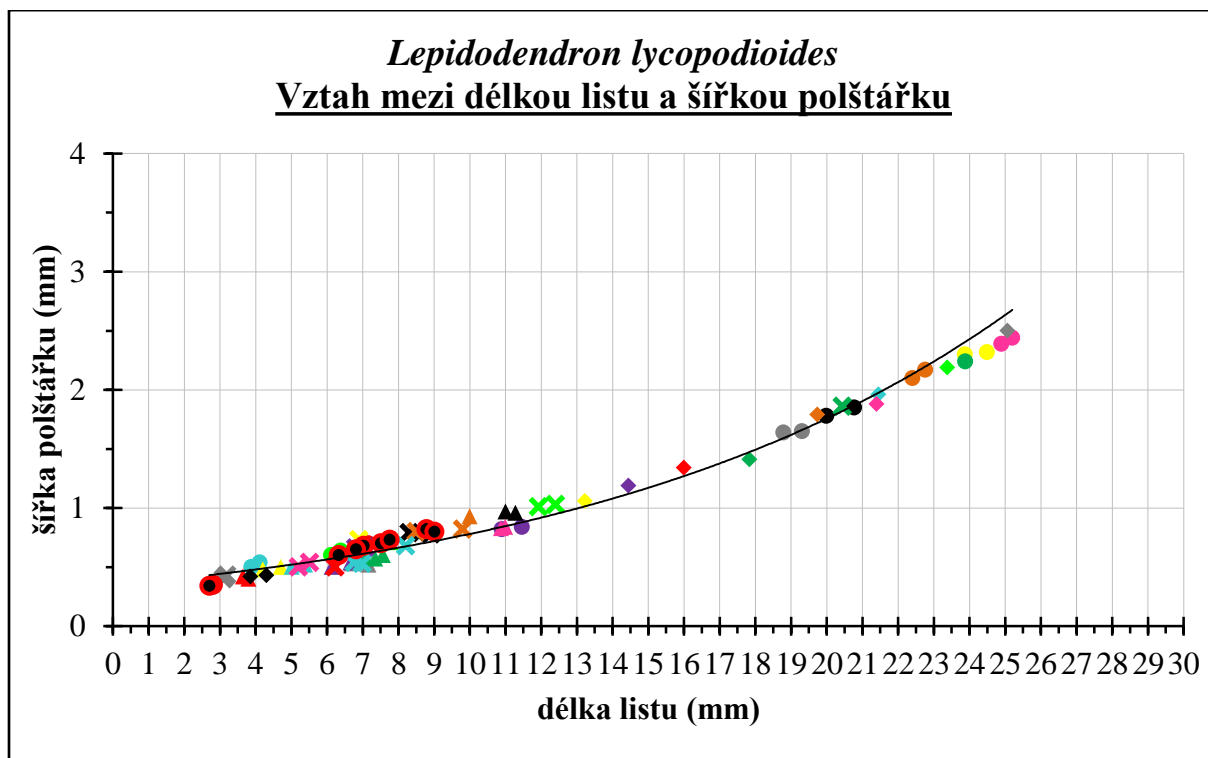
Menší listy délky přibližně do 11 mm jsou více obloukovitě zahnuté, s poloměry R15-R20, než větší listy na silnějších osách, které dosahují poloměru až R50 (obr. 41).



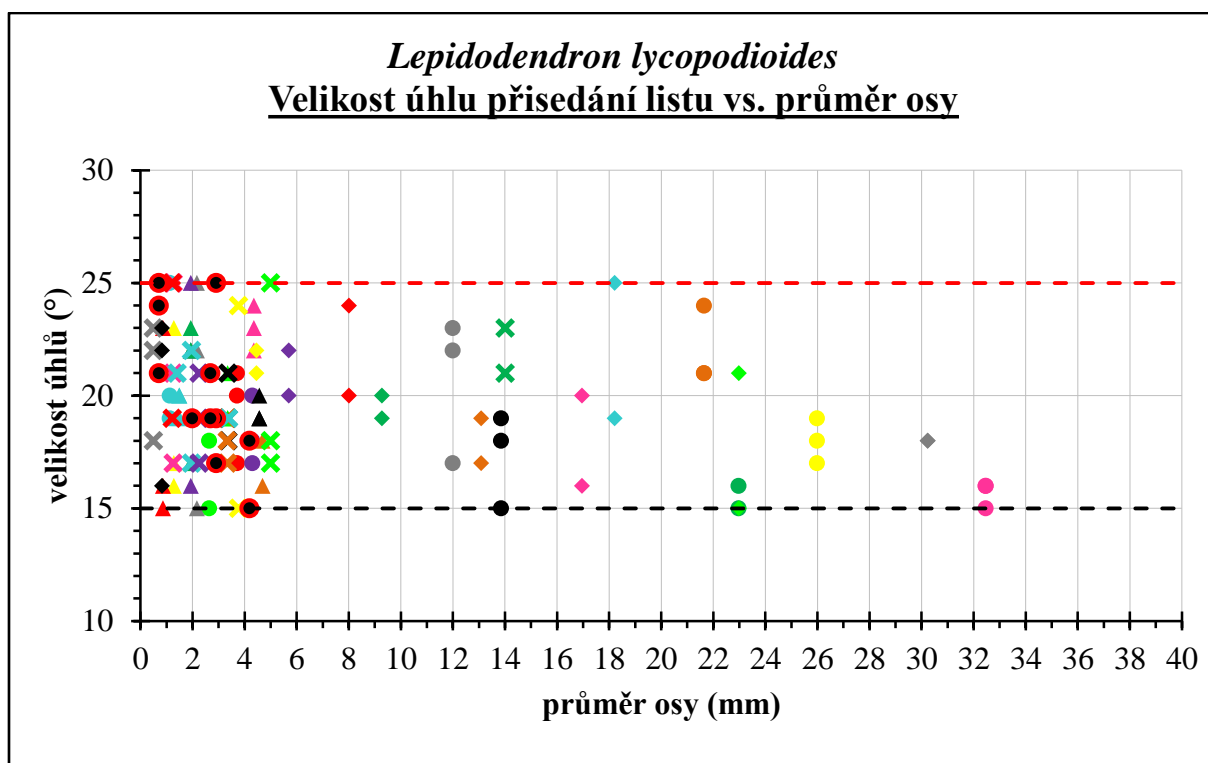
Obr. 37 Délka listu vs. průměr osy (41 vzorků, 80 měření)



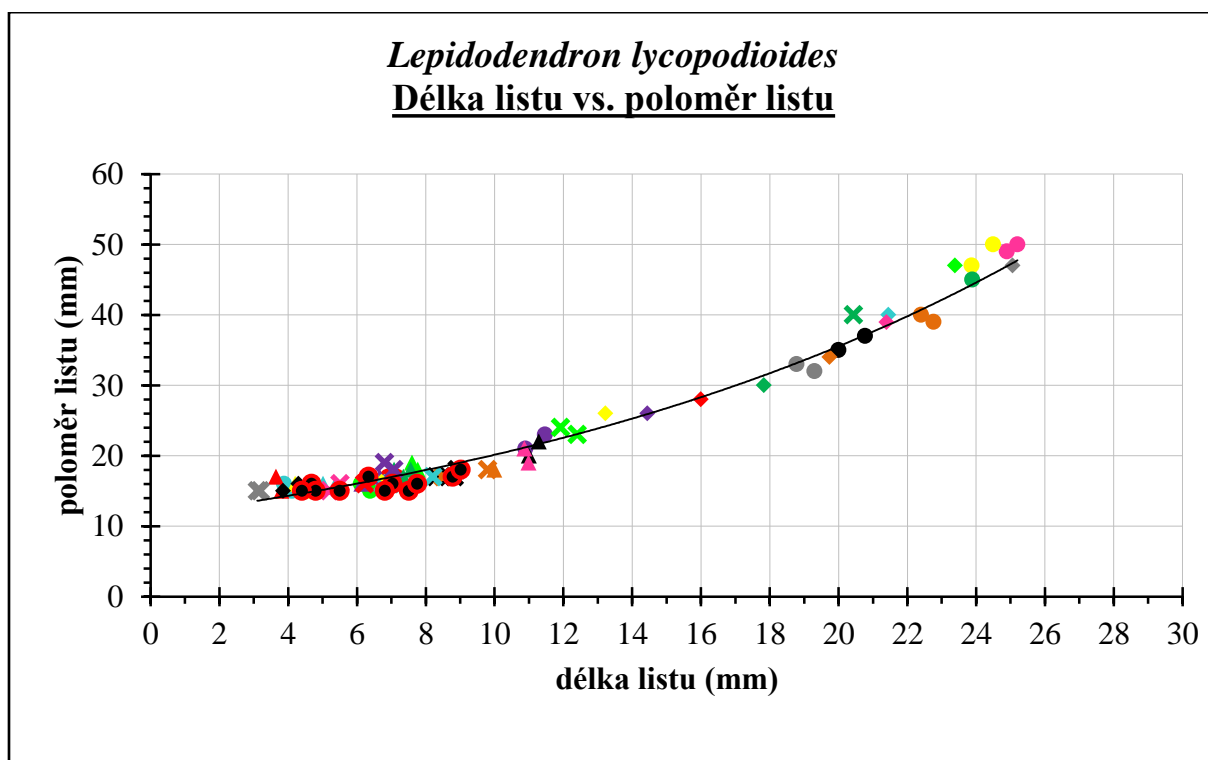
Obr. 38 Délka listu vs. délka polštářku (41 vzorků, 78 měření)



Obr. 39 Délka listu a šířka polštářku (41 vzorků, 78 měření)

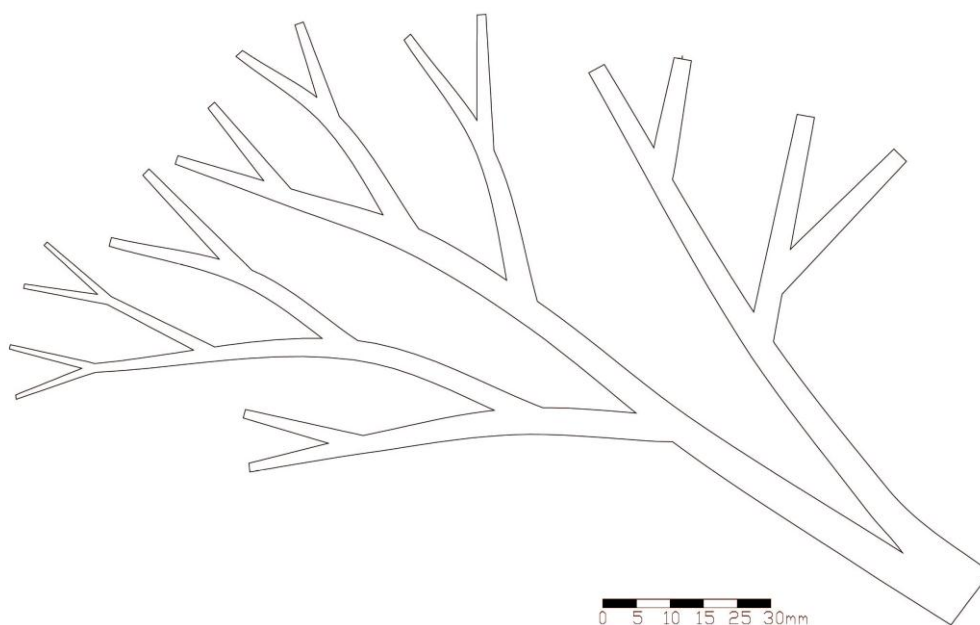


Obr. 40 Velikost úhlu přisedání listu vs. průměr osy (41 vzorků, 120 měření)

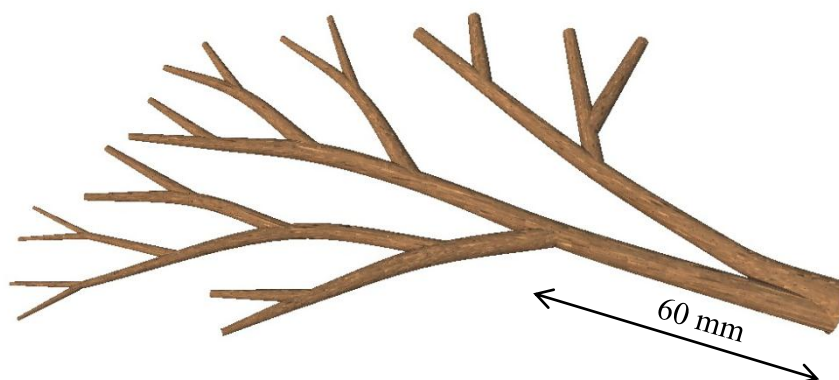


Obr. 41 Délka listu vs. poloměr listu (41 vzorků, 78 měření)

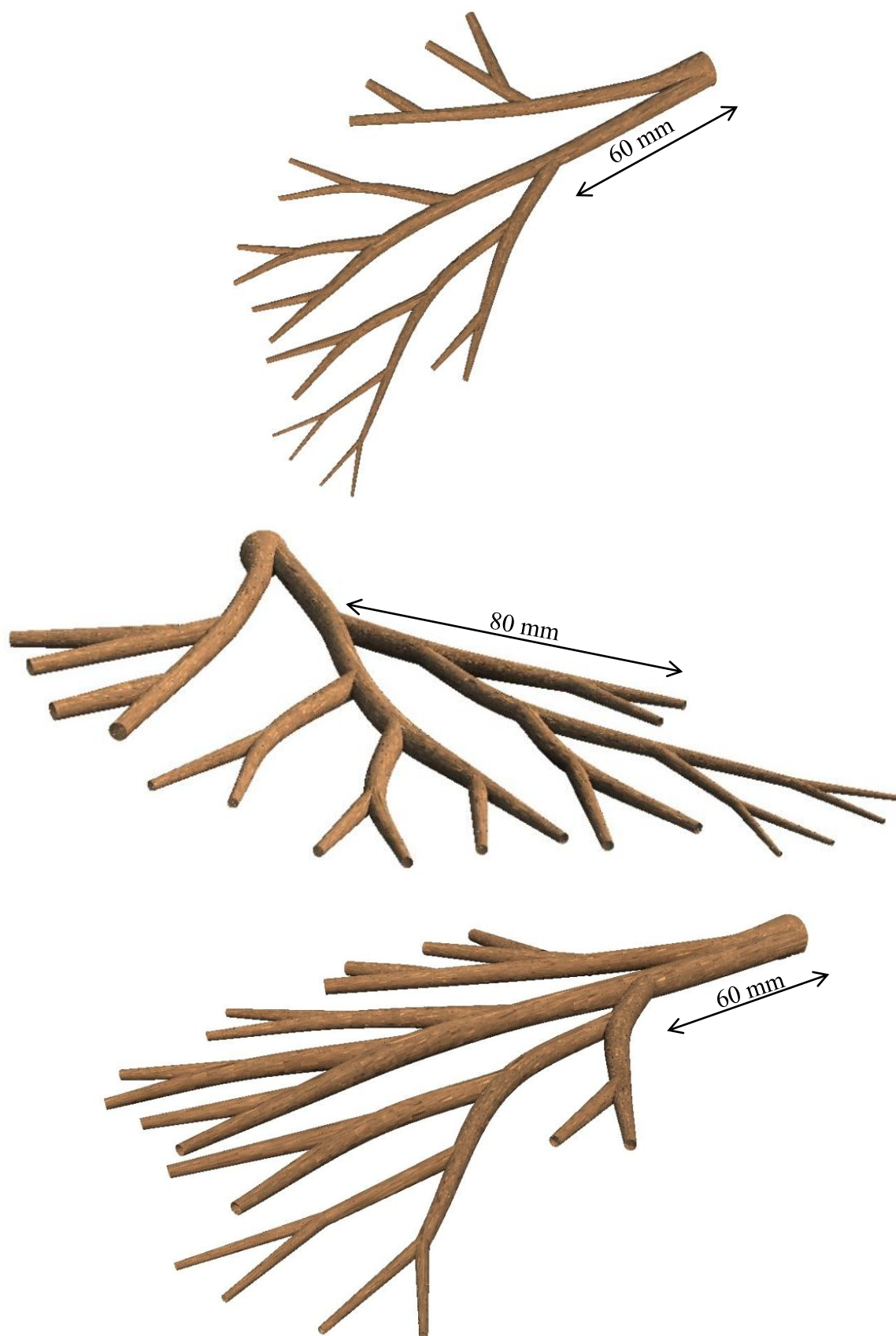
Dále si můžeme pohlédnout druh *L. lycopodioides* ve 2D a 3D rekonstrukci (obr. 42-44), které vznikly dle postupu popsaného v kapitole materiál a metodika.



Obr. 42 Rekonstrukce větvičky o průměru 10 mm v programu CAD 2D, měřítko 30 mm



Obr. 43 Vymodelovaná větvička o průměru 10 mm v programu Artlantis

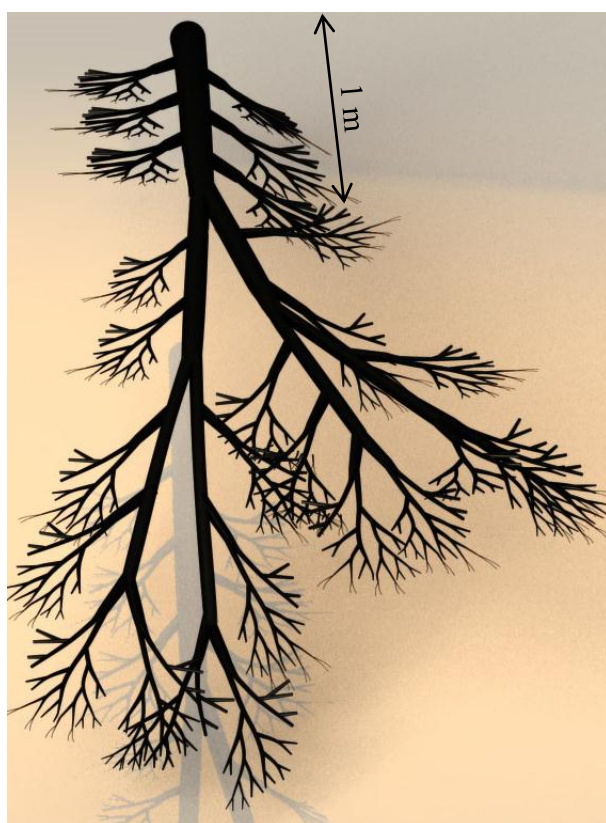
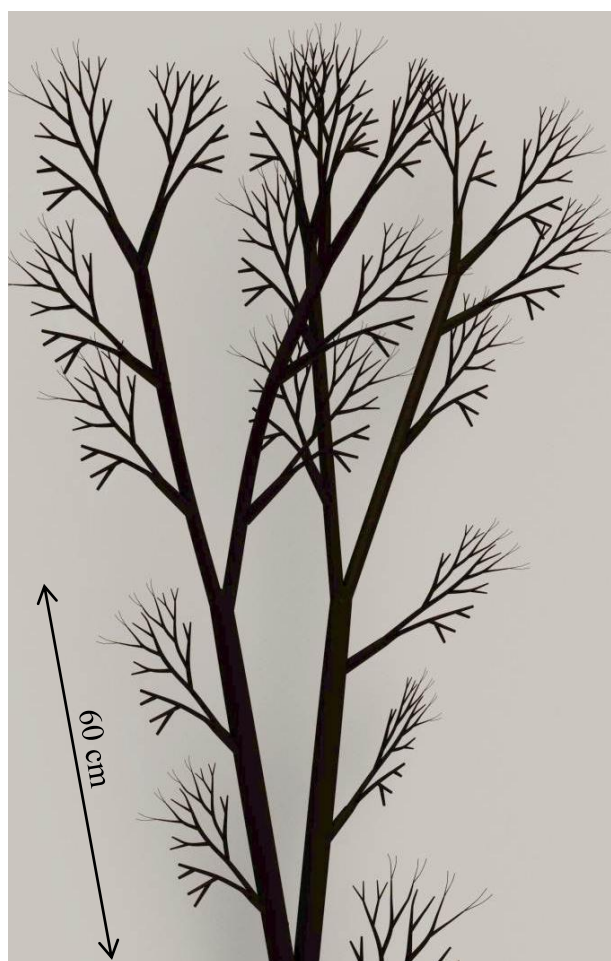


Obr. 44 Vymodelovaná větvička při různých pohledech

Podle stejného způsobu vývoje rekonstrukce, jako je popsáno v kapitole materiálu a metodice, jsem zkusil podle největšího dosud nalezeného vzorku druhu *Lepidodendron lycopodioides* vymodelovat představu, jak by tato větev mohla ve skutečnosti vypadat (obr. 45) a na obr. 46 je tato větev v detailu a v odlišném pohledu.



Obr. 45 Model větve, měřítko 500 mm



Obr. 46 Model větve

***Lepidodendron selaginoides* (STERNBERG, 1821)**

- 1821 *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG, vol. I, 2: 26, tent. 31, pl. 16, fig. 3 (E 1683)
≡ 1825 *Lycopodiolites selaginoides* (STERNBERG) STERNBERG, vol. I, 4: tent. 8
= 1828 *selaginoides* Bischoff, Kryptog. Gewächse, p. 117, t. 13, f. 4, 5 (Kopie nach Sternberg)
= 1875 *Lycopodites selaginoides* Feistmantel, Böhmen, Paleontogr., XXIII, 2, t. 1 (30), f. 3, 4; t. 2 (31)
= 1875 *Lycopodites selaginoides* Feistmantel, Böhmen, II, Paleontogr., p. 10 (182), t. 1 (30), f. 3, 4; ? t. 2 (31) (Kidston; Bureau)
= 1927 *lycopodioides* Hirmer, Handbuch, I, p. 186, f. 203

Lektotyp. – *Lepidodendron selaginoides* STERNBERG 1821/E1683, uložen v paleontologické sbírce Národního muzea v Horních Počernicích.

Materiál. – Kromě lektotypu jsou k dispozici další exempláře uloženy v Národním muzeu v Horních Počernicích a v Lužné u Rakovníka. Z Národního muzea jsem měl k dispozici 15 vzorků tohoto druhu a z Lužné pochází tři kusy.

Typová lokalita. – Typový vzorek tohoto druhu je z lokality Žacléř, východní Čechy.

Typová stratigrafická jednotka. – Langsett/Duckmant.

Emendovaná diagnóza. – Polštářky širokého asymetrického kosodélníkového až téměř symetrického kosočtverečného krátkého tvaru nebo úzkého téměř symetrického protáhlého kosočtverečného tvaru, délko-šířkový poměr 1-3,5, úhly polštářku se s průměrem osy mění, úhly polštářku mají veliké rozpětí hodnot, laterální úhly v rozpětí hodnot 88-157°, horní a dolní úhel 24-106°, nepatrná nepravá listová jizva v horní části polštářku, dolní část kýlu mírně vystouplá s nepravidelnými příčnými striacemi.

Popis. – U tohoto druhu je podstatný rozdíl mezi tvarem polštářku na nejtenčích větvičkách a na osách o větším průměru. Proto velikosti všech úhlů polštářku vykazují veliké rozpětí hodnot. Horní úhel dosahuje hodnot 25-106°, dolní 24-104°, pravý 88-156° a levý úhel nabývá hodnot 90-157° (obr. 47-49).

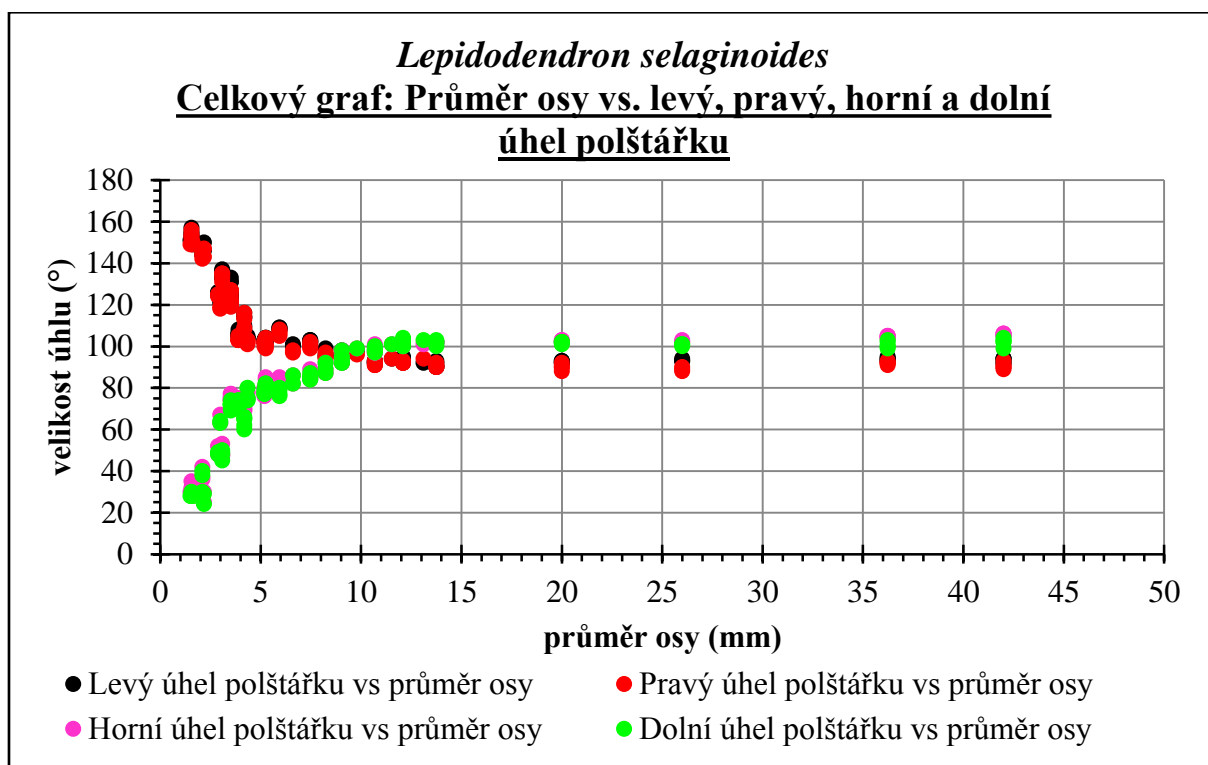
Polštářky na silnějších osách (přibližně > 3 mm) jsou širokého asymetrického kosodélníkového až téměř symetrického kosočtverečného krátkého tvaru. I když jsou rozdíly hodnot u protilehlých dvojic úhlů jen minimální (obr. 50 a 51), polštárek může nabývat více či méně asymetrického tvaru. Což je zapříčiněno tím, že pravý a levý úhel neleží vždy úplně proti sobě, jeden může být výš a druhý níž. Tento nepatrný rozdíl v tvaru může souviset se způsobem zachování, kdy jsou tenčí osy daleko náchylnější ke kompresi. I z tohoto důvodu, jak můžeme vidět na obr. 57, může být osa o průměru přibližně 4 mm daleko více stlačena a laterální úhly (levý a pravý úhel) u polštářku leží v jiné výšce. Jinak tomu může být u osy o průměru asi 14 mm (obr. 58), kde je rozdíl ve výšce pravého a levého úhlu jen nepatrný. Proto se polštářky mohou jevit asymetrické až mírně symetrické. Boční úhly na těchto osách dosahují přibližně hodnot 90-100°. Horní hranici těchto hodnot tvoří polštářky menších rozměrů. Horní a dolní úhly vykazují hodnoty také přibližně 90-100°, přičemž horní hranici tady tvoří větší polštářky. Jinými slovy lze říci, že polštářky na větších osách jsou širší a zkrácenější než polštářky na menších osách, kde je tomu naopak (obr. 47-49). Největší polštárek na ose o průměru > 42 mm (u vzorku není zachována celá původní šířka) dosahuje délky 6,67 mm a šířky 5,87 mm (obr. 52). Tento vzorek by měl mít předpokládanou šířku osy přibližně 70 mm. Největší polštárek na nejsilnější ose se zachovanou kompletní šířkou o průměru 36,23 mm je 5,32 mm dlouhý a 4,94 mm široký (obr. 52-54).

Polštářky na osách o menším průměru (přibližně 1-3 mm) jsou úzkého téměř symetrického protáhlého kosočtverečného tvaru (obr. 59). Levý a pravý úhel leží naproti sobě. Horní a dolní část polštářku tvoří ostré úhly, laterální úhly jsou tupé a více zaoblené. Horní ani dolní konec polštářku se nestáčí na žádnou stranu a polštárek není sinusovitě prohnutý. Boční úhly dosahují hodnot 100-160°, horní a dolní úhly hodnot 20-100°. Polštářky na nejmenších osách mají boční úhly dosahující hodnot až 160° a naopak horní a dolní úhly dosahují hodnot 20°, jsou tedy užší a delší než polštářky na silnějších osách (obr. 47-49). Nejmenší měřitelný polštárek na větvičce o průměru 1,55 mm měří na délku 1,66 mm a 0,62 mm na šířku (obr. 52-54).

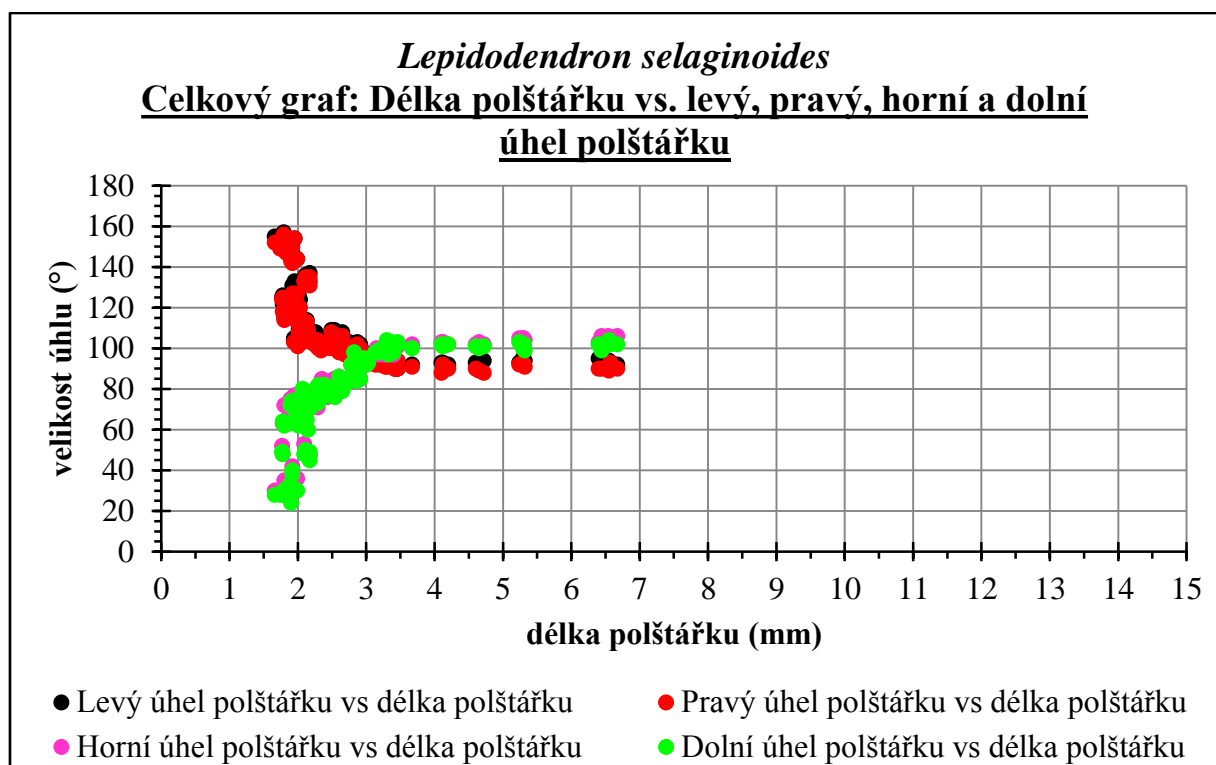
Vztah mezi délkou a šířkou polštářku je mírně exponenciální (obr. 52). Stejná závislost platí i pro vztah mezi délkou polštářku a průměrem osy a mezi šířkou polštářku a průměrem osy (obr. 53 a 54). U uvedených grafů je patrné, že polštárek si nezachovává

jednotný tvar. S narůstajícím průměrem osy se šířka polštářku vzhledem k jeho délce zvětšuje, to znamená, že se polštárek stává širším.

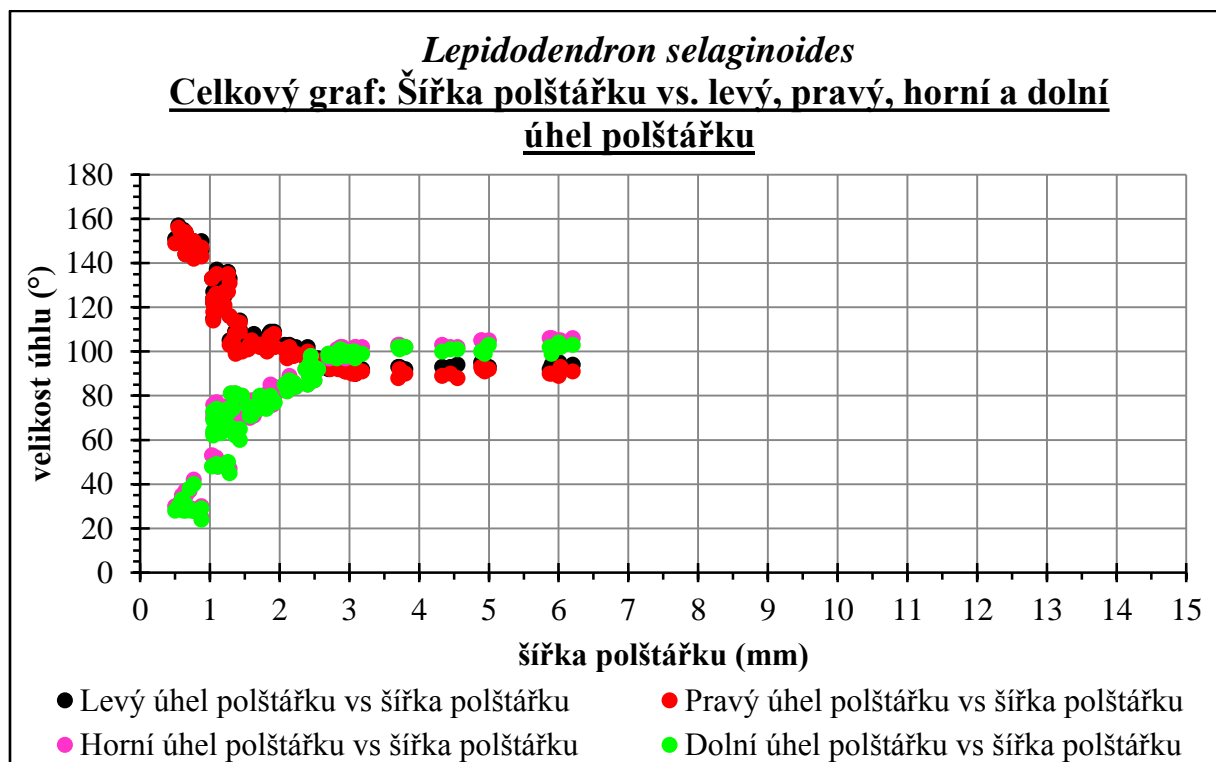
Největší šířka polštářku, jak na nejtenčích osách, tak na silnějších, je mírně nad středem. Vztah mezi délko-šířkovým poměrem (šířko-délkovým) listového polštářku a průměrem osy je znázorněn na obr. 55 a 56. Na obr. 55 vidíme, že osy s menším průměrem mají daleko větší délko-šířkový poměr než osy o větším průměru, naopak tomu je samozřejmě u šířko-délkového poměru na obr. 56. To vše je v souladu s předešlými informacemi, kdy polštářky na osách o průměru přibližně do 5 mm mají dramatictější změny ve velikosti oproti polštářkům na větších osách, kde jsou změny v délko-šířkovém poměru nepatrné. Zde je tedy patrné, že od maximálního průměru osy až do průměru cca 5 mm se délko-šířkový poměr celkem nemění a pohybuje se okolo hodnoty 1-1,2, tj. délka a šířka polštářku se vůči sobě mění téměř proporcionálně. Pak nastává náhlá změna a polštářky mají délko-šířkový poměr dosahující nejvyšší hodnoty až 3,5, to znamená, že polštářky jsou téměř třikrát až čtyřikrát delší než je jejich šířka, tak je tomu například u osy průměru 1,51 mm (obr. 55).



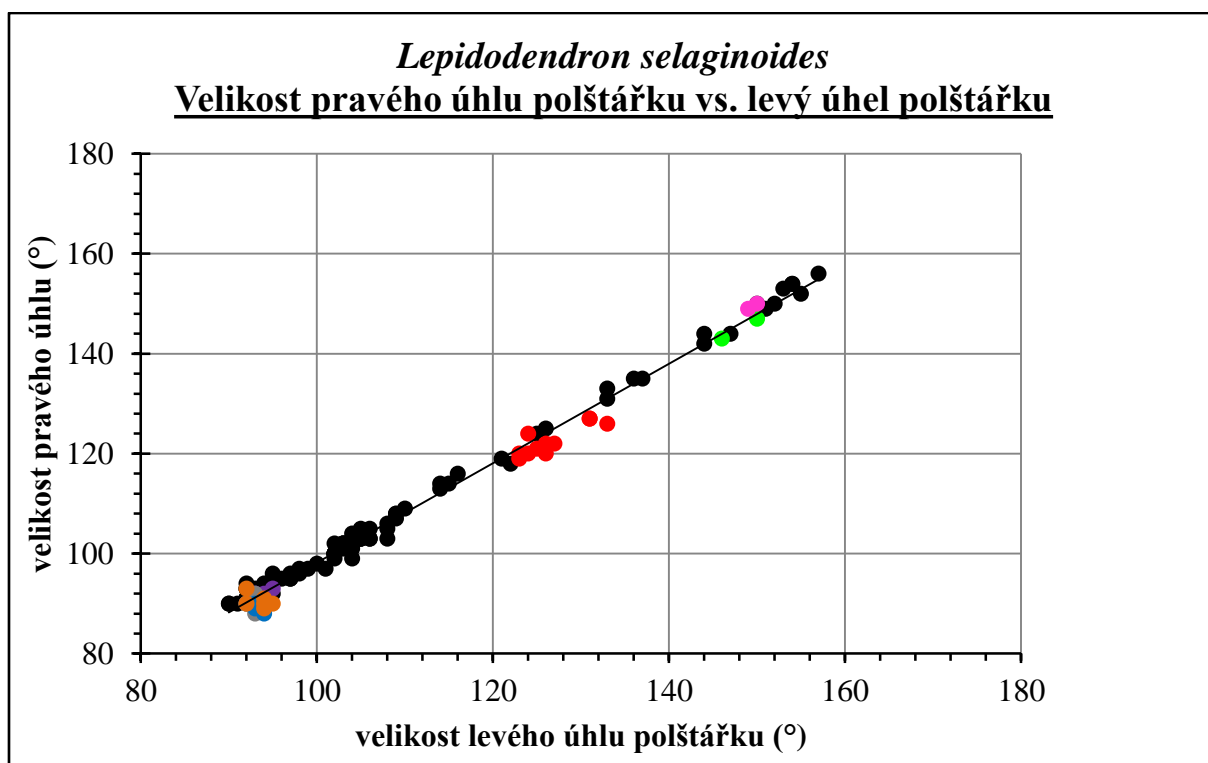
Obr. 47 Velikost úhlů polštářků vs. průměr osy (8 vzorků, 114 měření)



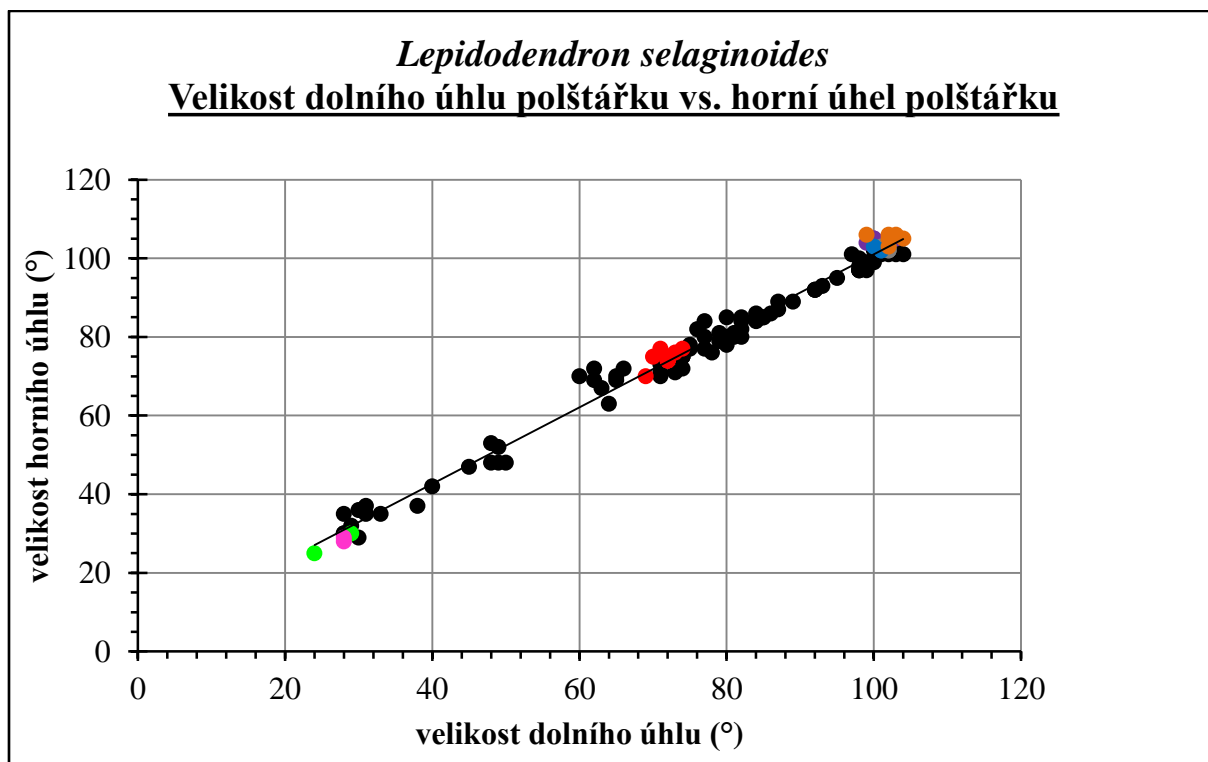
Obr. 48 Velikost úhlů polštářku vs. délka polštářku (8 vzorků, 121 měření)



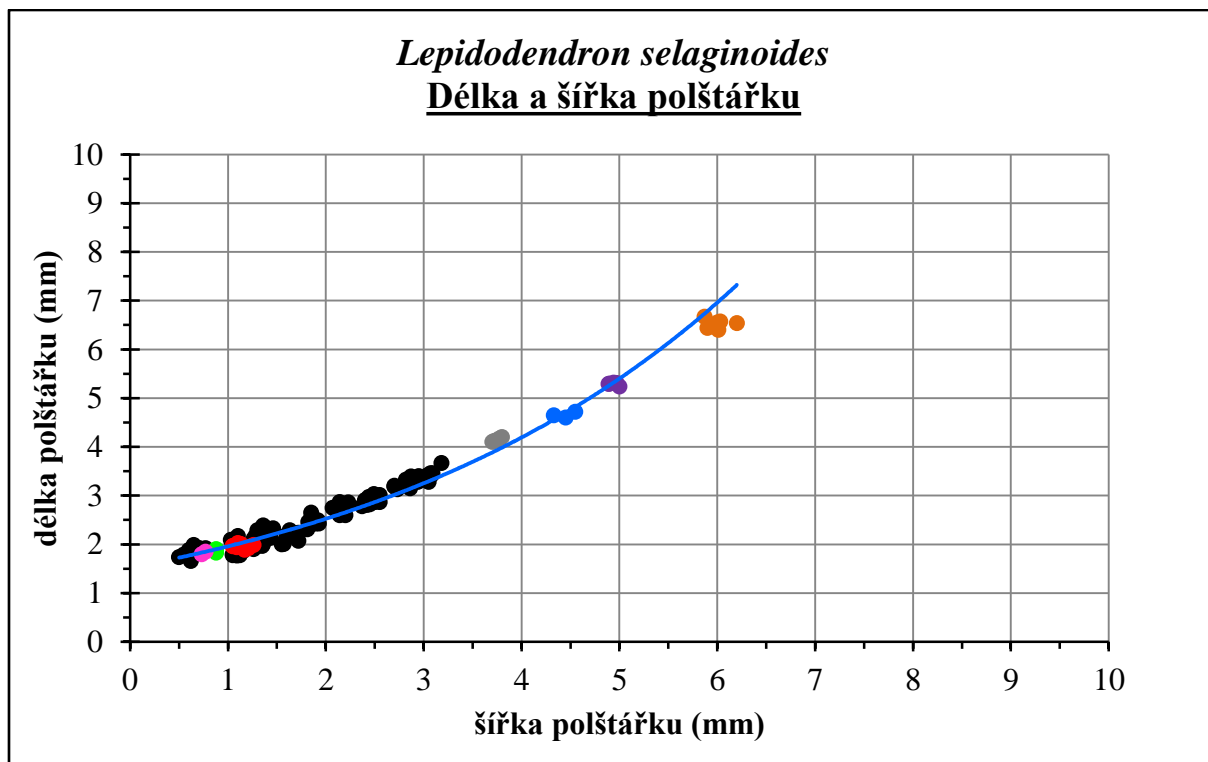
Obr. 49 Velikost úhlů polštářků vs. šířka polštářku (8 vzorků, 111 měření)



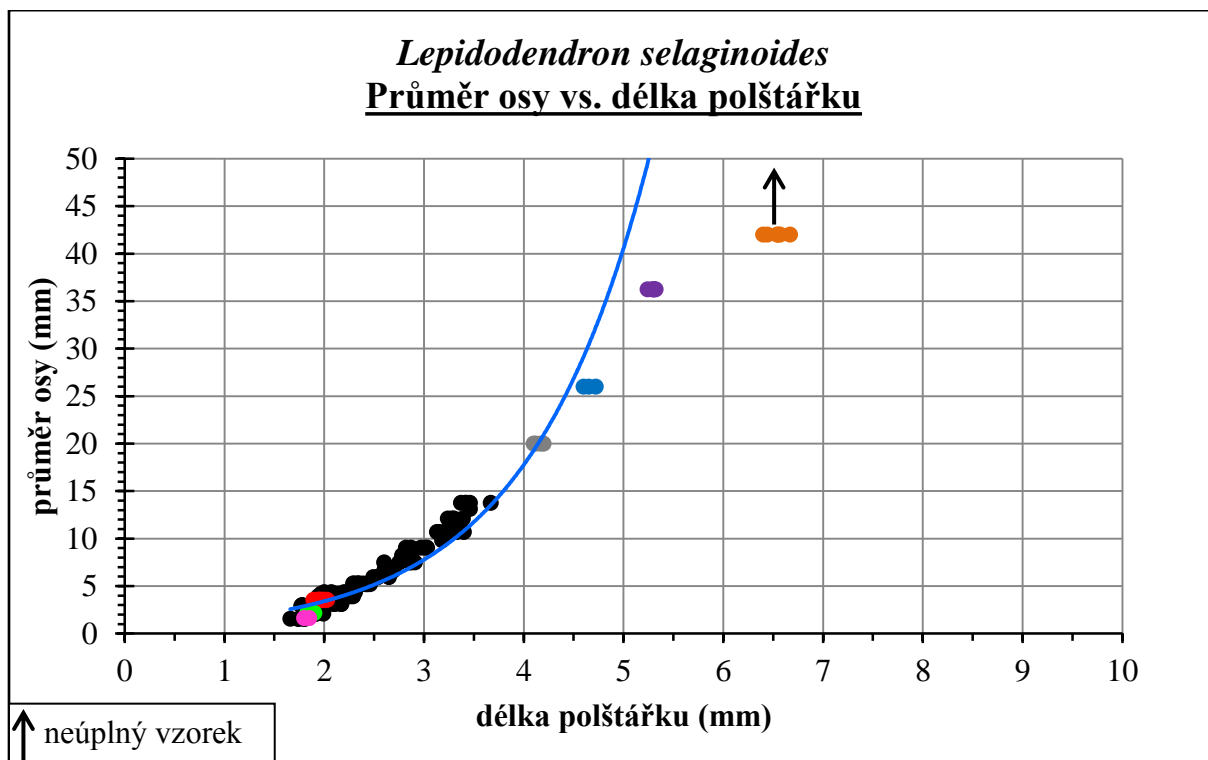
Obr. 50 Velikost pravého a levého úhlu polštářku (8 vzorků, 11 měření)



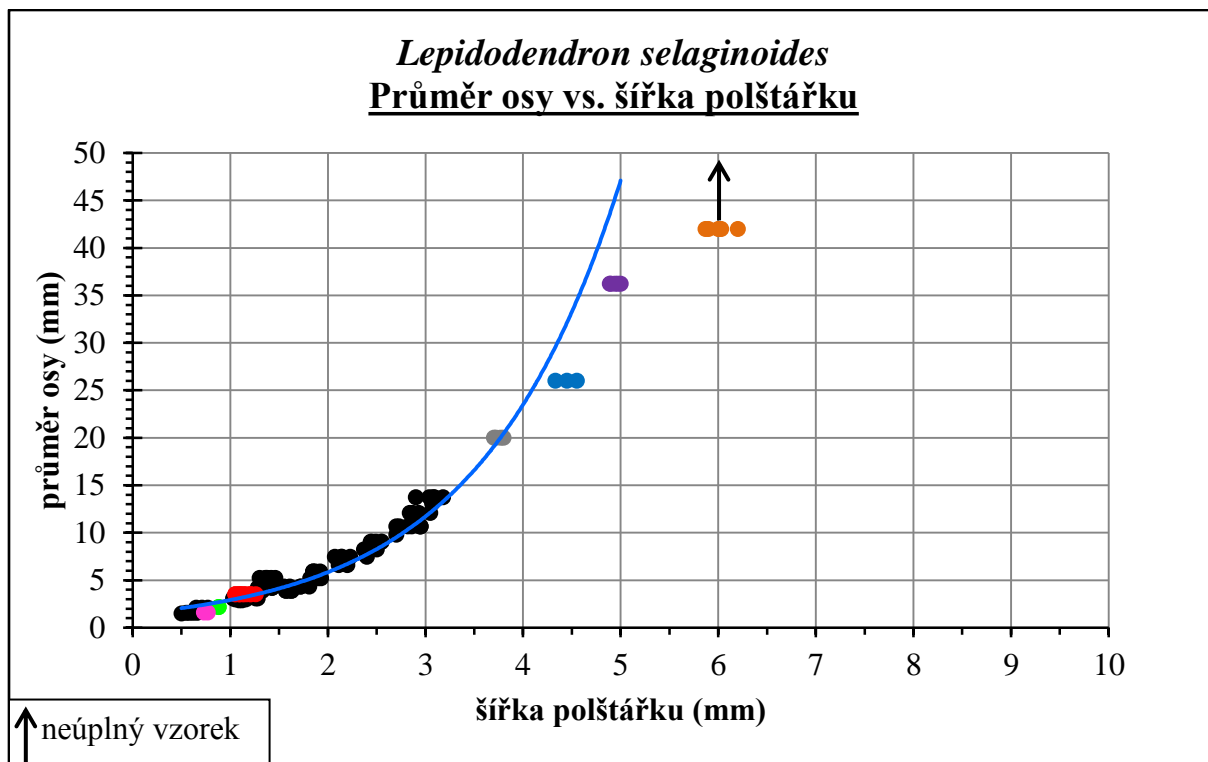
Obr. 51 Velikost dolního a horního úhlu polštářku (8 vzorků, 111 měření)



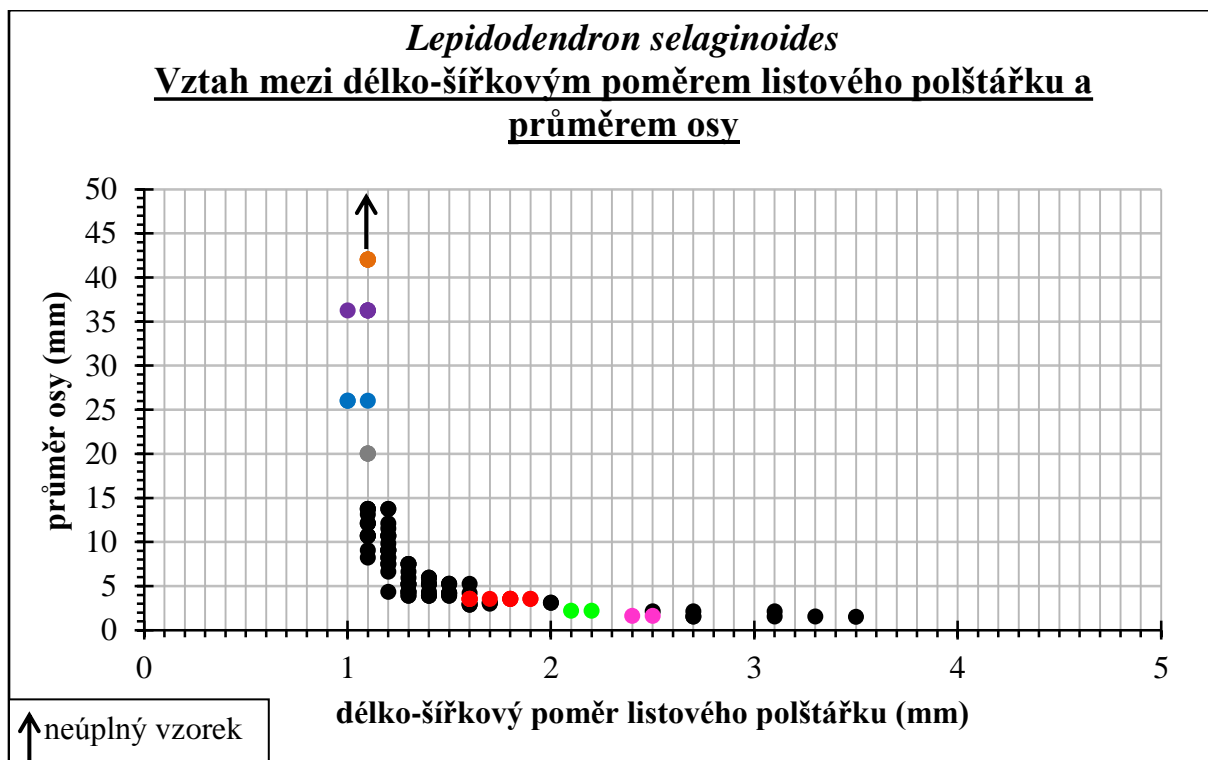
Obr. 52 Vztah mezi šířkou a délkou listového polštářku (8 vzorků, 121 měření)



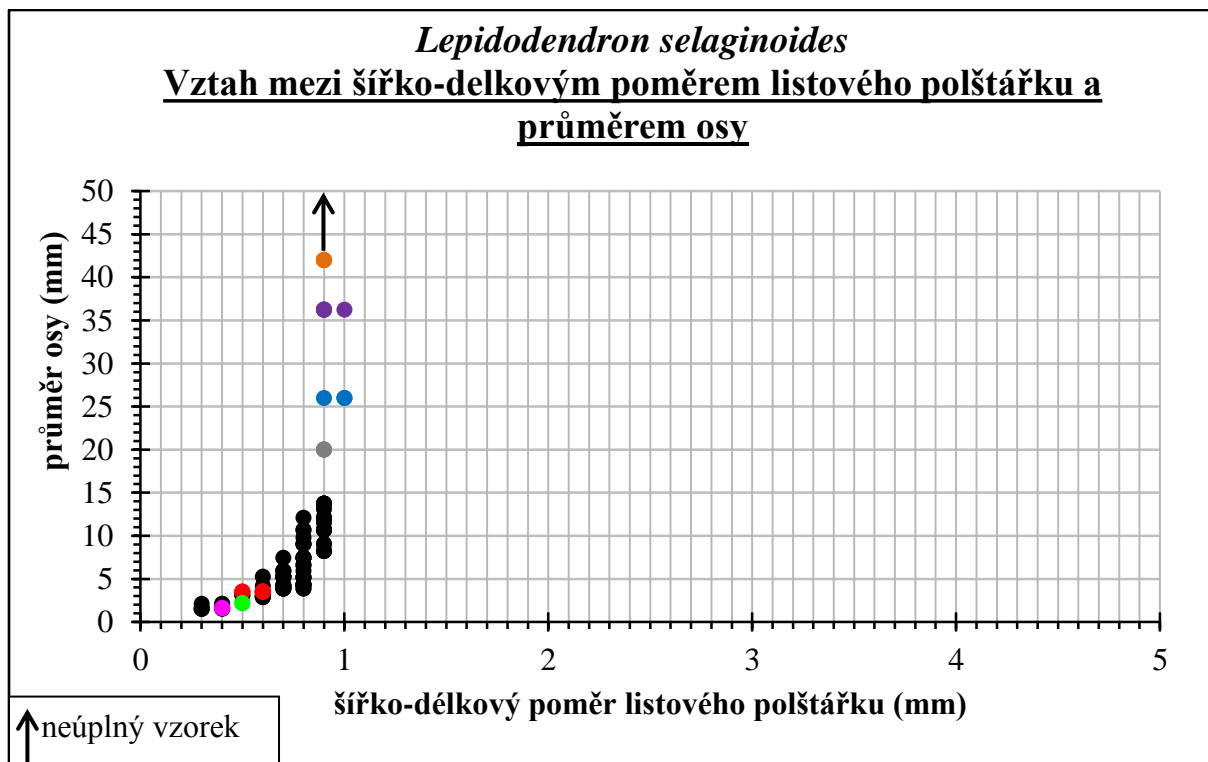
Obr. 53 Vztah mezi délkou listového polštářku a průměrem osy (8 vzorků, 114 měření)



Obr. 54 Vztah mezi šířkou listového polštářku a průměrem osy (8 vzorků, 114 měření)



Obr. 55 Délko-šířkový poměr listového polštářku vs. průměr osy (8 vzorků, 121 měření)



Obr. 56 Šířko-délkový poměr listového polštářku vs. průměr osy (8 vzorků, 121 měření)

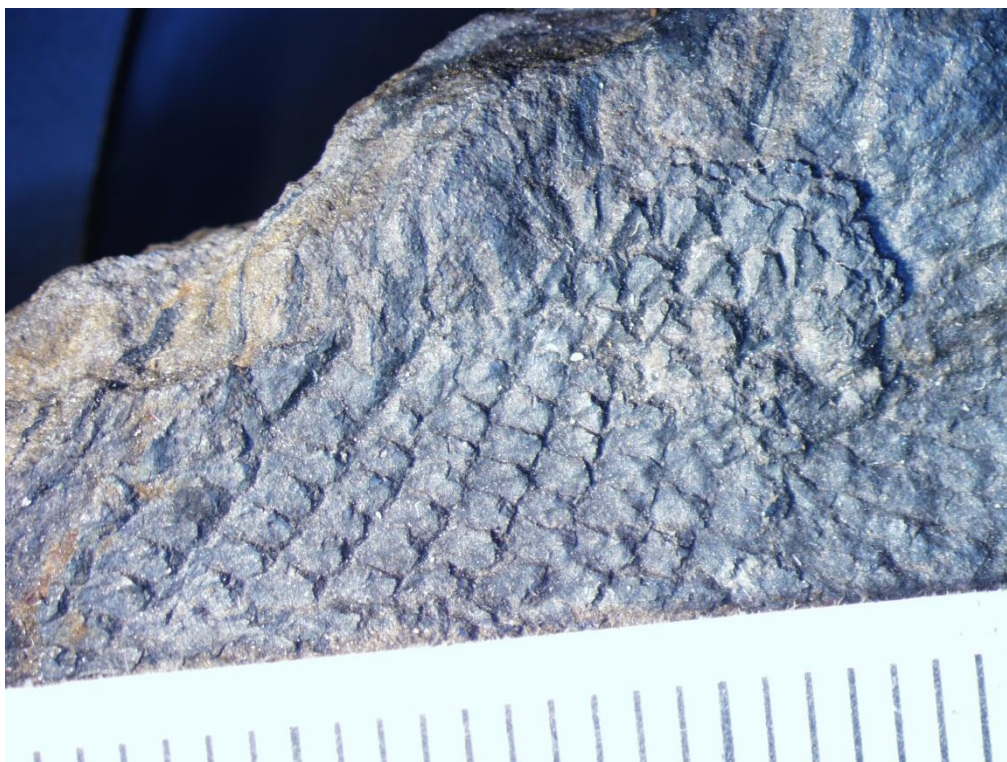
Polštářky mají pouze nepatrnou nepravou listovou jizvu. Ta je přítomna na všech studovaných nálezech tohoto druhu. Ve skutečnosti jde o krátce čárkovitou či bodovou stopu v místě, kde se oddělil list po rozštípnutí horniny na pozitiv a negativ. List přitom zůstal v protiotisku, listy jsou pozorovatelné pouze po stranách větviček. Jejich přítomnost jasně dokazuje, že větve všech studovaných kusů byly v době pohřbení v sedimentu olistěné.

Listová jizva leží v horní části polštářku. Od jizvy směrem k dolnímu okraji polštářku se táhne zřetelný kýl téměř po celé délce polštářku. Horní část kýlu je plochá a méně nápadná. Dolní část kýlu je mírně vystouplá s nepravidelnými příčnými striacemi.

Přehled základních údajů o listovém polštářku tohoto druhu je uveden níže v tabulce 2.

Listový polštářek			<i>Lepidodendron selaginoides</i>
	Tvar	Slabší osy (symetrický)	Úzký kosočtverečný protáhlý
		Silnější osy (mírně symetrický až asymetrický)	Široký kosočtverečný (kosodélníkový) zkrácený
	Největší šířka		Mírně nad středem
	Délka: Šířka	Slabší osy	Přibližně 2:1 - 4:1
		Silnější osy	Přibližně 1:1
	Úhly (horní, dolní, levý, pravý)		25-106°; 24-104°; 90-157°; 88-156°
	Vztah mezi délkou a šířkou		Exponenciální
	Vztah mezi délkou polštářku a průměrem osy		Exponenciální
	Vztah mezi šířkou polštářku a průměrem osy		Exponenciální
	Délko-šířkový poměr		1-3,5
	Šířko-délkový poměr		0,3-1
	Největší (mm)	Nekompletní šířka osy	6,67; 5,87 (délka; šířka)
		Celá šířka osy	5,32; 4,94 (délka; šířka)
	Nejmenší (mm)		1,66; 0,62 (délka; šířka)
Listová jizva	Pozice		V horní části polštářku

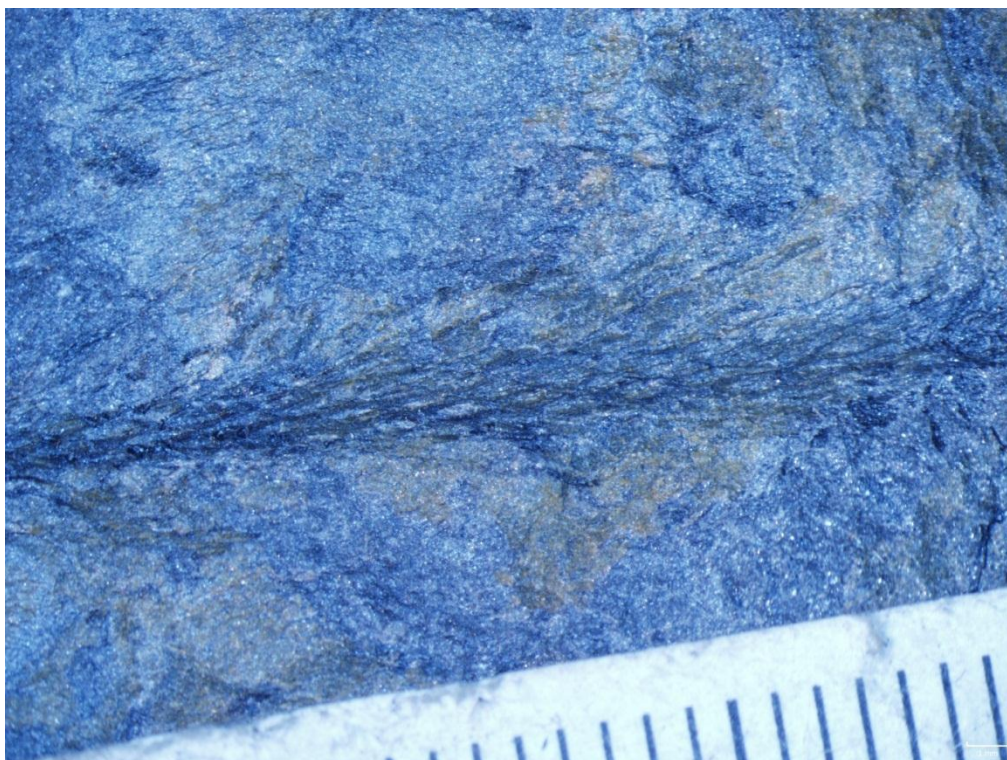
Tab. 2 Základní údaje o listovém polštářku druhu *Lepidodendron selaginoides*



Obr. 57 Holotyp E1683 plavuně druhu *Lepidodendron selaginoides*, asymetrické listové polštářky, měřítko 1 mm



Obr. 58 Detail mírně asymetrických až téměř symetrických listových polštářků vzorku číslo E6299a,b, plavuně druhu *Lepidodendron selaginoides*, měřítko 2 mm



Obr. 59 Symetrické listové polštářky na menší ose vzorku číslo E6299a,b, měřítko 1 mm

Charakter větví a větvení byl zpracován na základě dostupného materiálu, který zahrnoval nejtenčí koncové větvičky o průměru přibližně 1,19 mm (obr. 60) a délky kolem 100 mm, až po nejsilnější větve o neúplném (minimálním) průměru 42 mm a neznámé délce (obr. 61).

U plavuně *Lepidodendron selaginoides* bylo pozorováno dichotomické větvení (obr. 60). Toto větvení je mírně nerovnoměrné, tedy jedna dceřiná větvička je silnější než druhá a zároveň součet průměrů obou dceřiných os je větší než průměr osy mateřské (obr. 63).

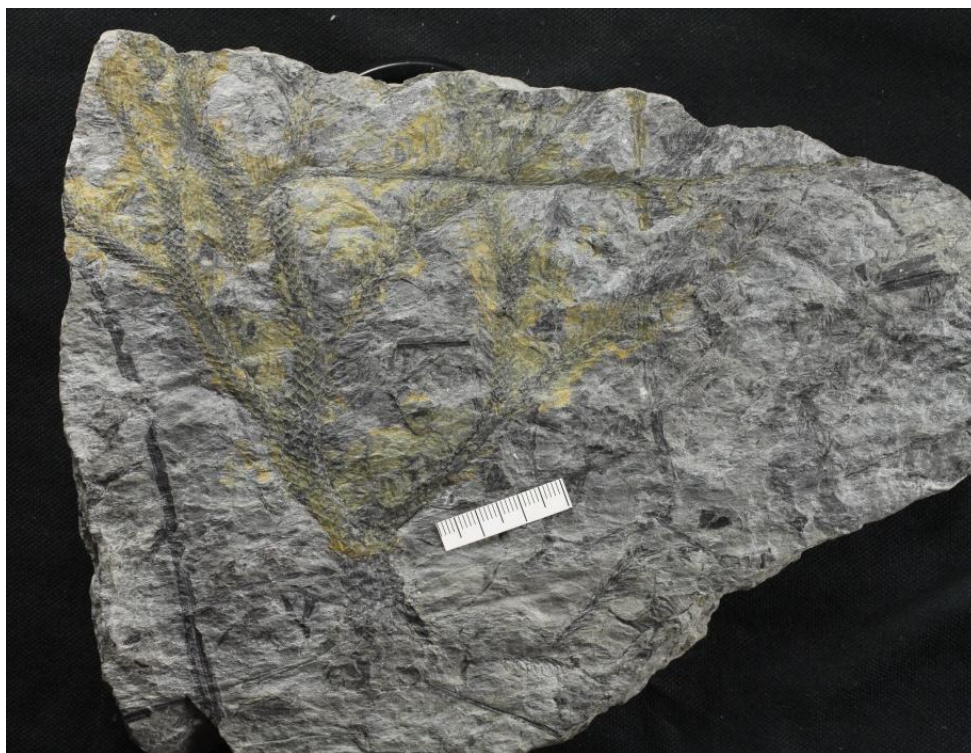
Zajímavý je vztah mezi vzdáleností větvení v závislosti na průměru osy větvičky (obr. 62). Vzdálenost větvení u zkoumaného materiálu kolísá v rozmezí hodnot od 25,78 mm do 48,96 mm. Nejmenší naměřená vzdálenost 25,78 mm mezi větvenými byla zjištěna na větvičce o průměru 12,09 mm (E6299a,b), největší hodnota 48,96 mm pak byla naměřena na ose o průměru 1,32 mm (E1683). Z těchto údajů vyplývá, že se vzdálenost sousedních dichotomií s průměrem osy od 1,32 mm do 12,09 mm mění v lineárním až mírně exponenciálním trendu (obr. 62). Tedy s klesajícím průměrem os se vzdálenost sousedních dichotomií samozřejmě zvětšuje.

Dále byl sledován vztah mezi průměrem mateřské osy a průměry dceřiných os vzniklých dichotomickým větvením. Ze vztahu lze vyčíst, že se mateřská větev dělí vidličnatě na dvě dceřiné osy o menším průměru a poměr mezi šířkou mateřské osy a průměry dceřiných

os je mírně exponenciální (obr. 63). Jak již bylo řečeno, součet průměrů dceřiných os převyšuje průměr osy mateřské. Nejtenčí větvička o průměru 1,8 mm se dělila na dceřiné osy o průměrech 1,53 a 1,74 mm (E6323). Největší mateřská osa o průměru 13,75 mm se větvila na dceřiné osy o průměrech 5,67 a 10,68 mm (E6299a,b). Dominantní dceřiná větvička je přímější, tj. má tendenci být paralelní a mateřskou osou, zatímco tenčí větvička má tendenci se více odchylovat od směru mateřské osy (obr. 60).

Z výše uvedených informací vyplývá, že poměr dceřiných os (menší průměr dceřiné osy/větší průměr dceřiné osy) vůči mateřské ose narůstá exponenciálně se zvyšujícím se průměrem osy (obr. 64).

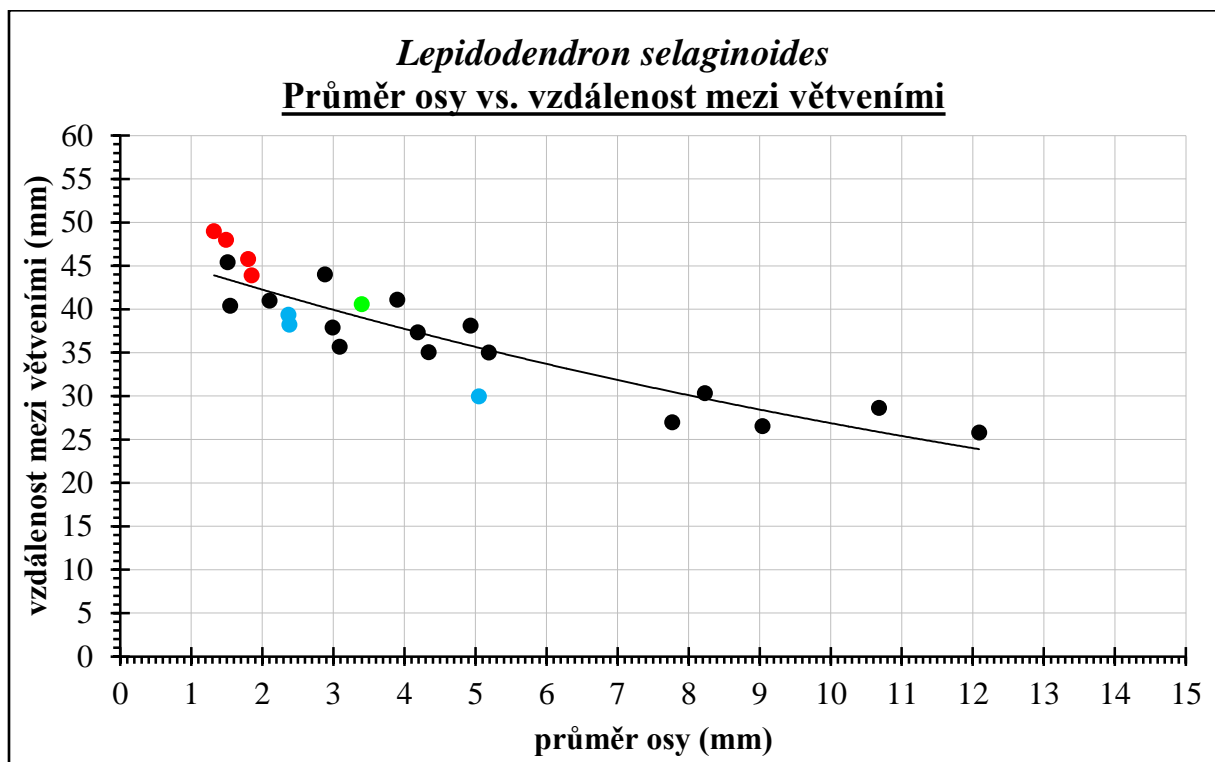
Úhel větvení mateřské osy na osy dceřiné se s rostoucím průměrem nemění a pohybuje se v rozmezí hodnot od 42° do 56°. Nejmenší větvička o průměru 1,77 mm se větvila pod úhlem 56°, nejsilnější osa o průměru 13,75 mm se větvila pod úhlem 50° (obr. 65).



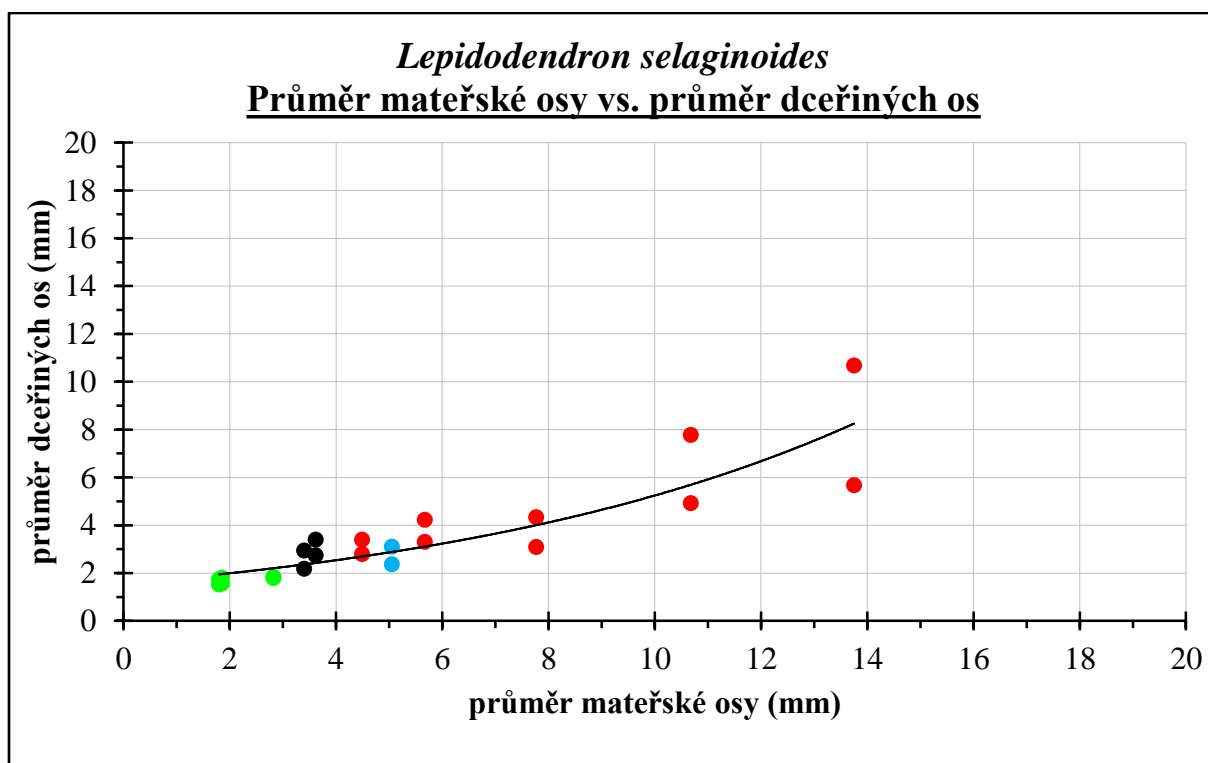
Obr. 60 Nejmenší větvičky druhu *Lepidodendron selaginoides*, E6299a,b, měřítko 30 mm



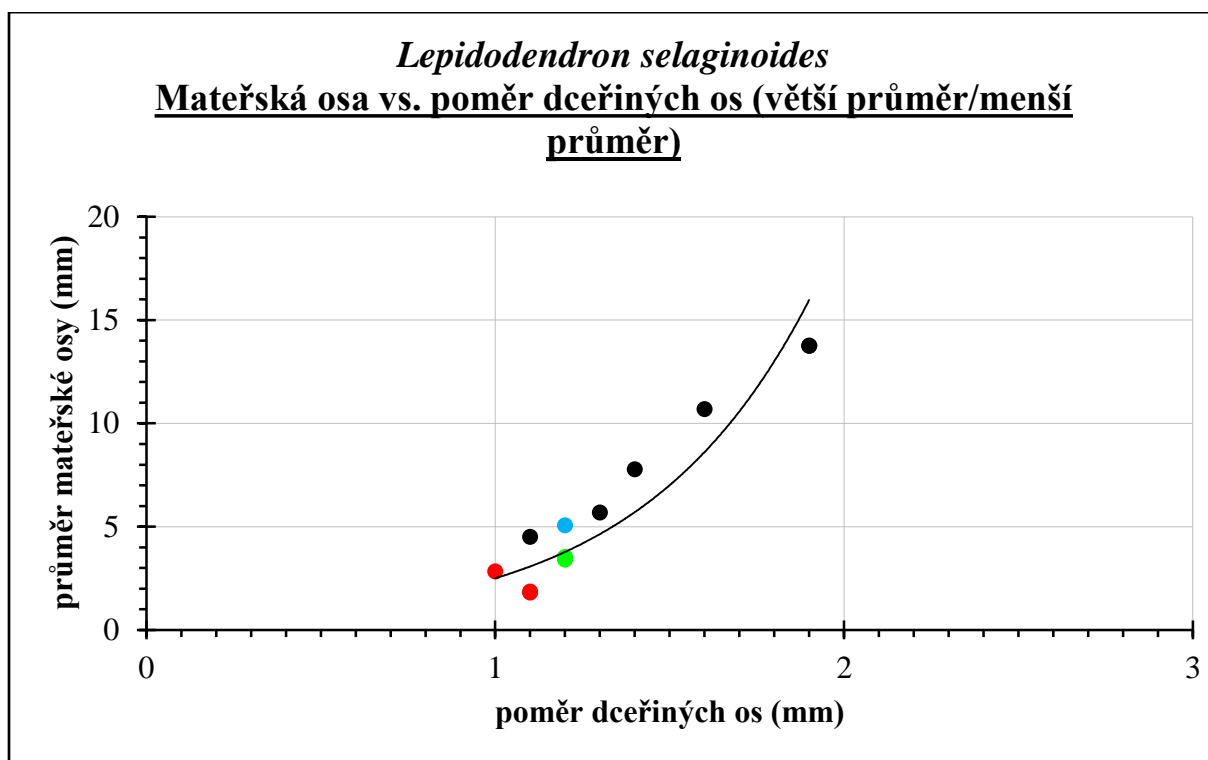
Obr. 61 Maximální naměřená osa vzorku *Lepidodendron selaginoides*, měřítko 50 mm



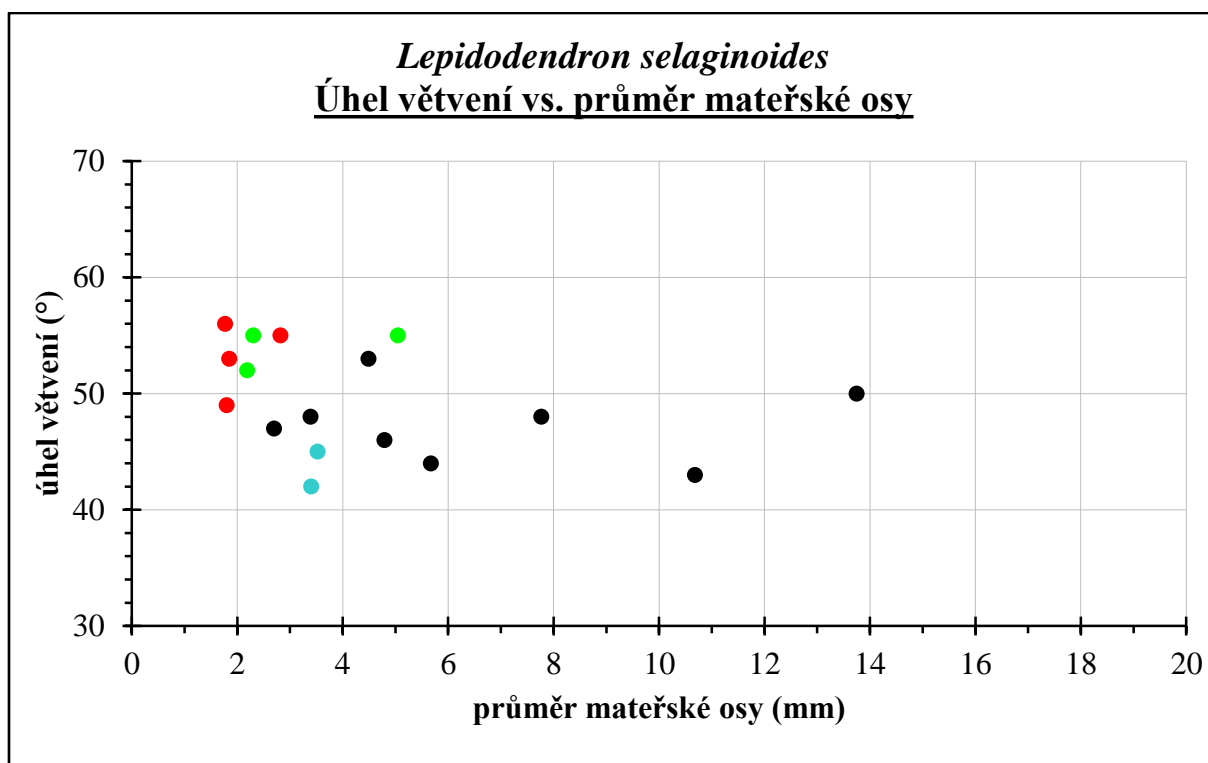
Obr. 62 Průměr osy vs. vzdálenost mezi větvenými (4 vzorky, 24 měření)



Obr. 63 Průměr mateřské osy vs. průměr dceřiných os (4 vzorky, 11 měření)



Obr. 64 Mateřská osa vs. poměr dceřiných os (větší průměr/menší průměr) (4 vzorky, 12 měření)



Obr. 65 Úhel větvení vs. průměr mateřské osy (4 vzorky, 17 měření)

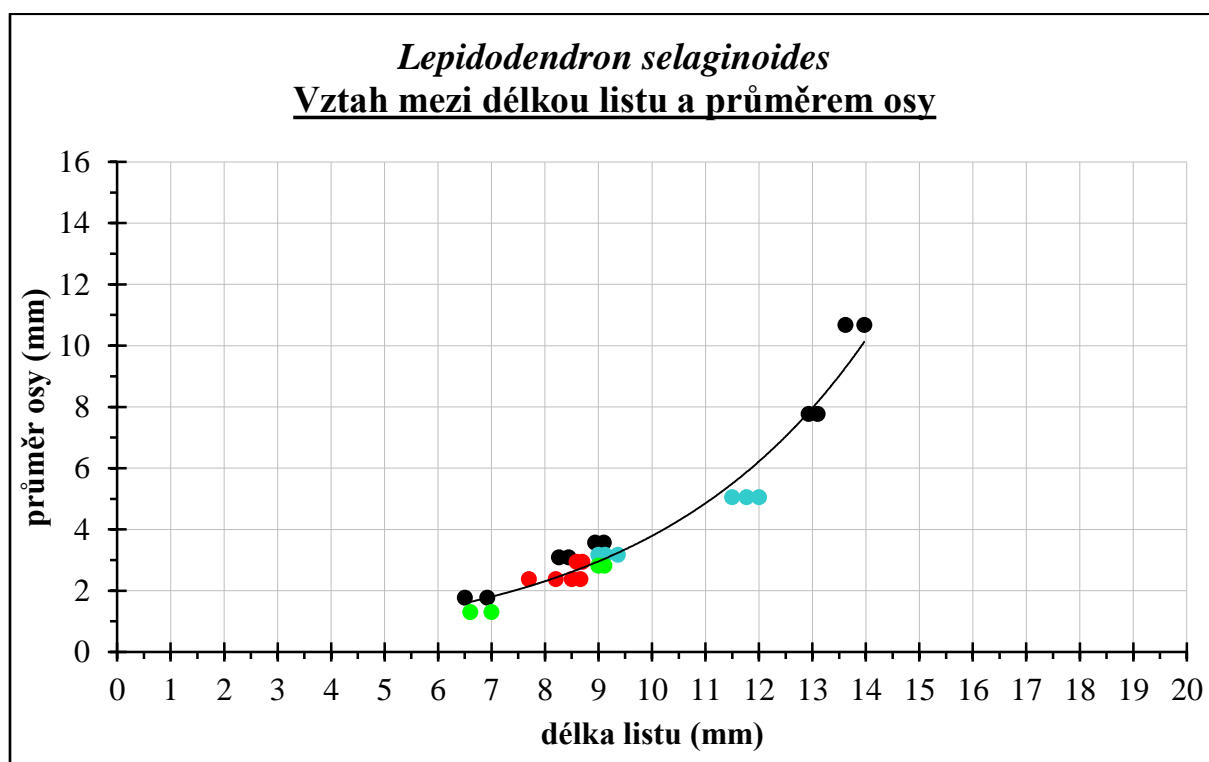
U všech vzorků bylo pozorováno olistění. Listy jsou celokrajné, lanceolátního tvaru a dosahují největší šířky v první třetině délky listu. Na koncích jsou špičaté. Žilka listu ani žádné jiné morfologické znaky nebyly pozorovány, patrně v důsledku nepříznivého zachování. Většina listů je totiž z profilu. Z nich je patrné, že menší listy jsou méně obloukovitě zahnuté s poloměry přibližně až R30, než větší listy na silnějších osách mající poloměr přibližně R20. To nám dokazuje mírně exponenciální až téměř lineární trend (obr. 70), kde můžeme vidět, že s rostoucí délkou listu se snižuje jeho poloměr. Nejmenší poloměr listu R19 byl naměřen u průměru osy 10,68 mm, největší R28 pak u osy mající průměr 1,3 mm.

Velikost listů se mění s velikostí listových polštářků, které se zase mění s velikostí průměru osy, jak je tomu i u ostatních stromovitých plavuní. Vztah mezi průměrem osy a délkou listu je exponenciální (obr. 66). Se zvětšujícím se průměrem osy narůstá délka listů. Podobného trendu je tudíž i vztah mezi délkou (šířkou) polštářku a délkou listu (obr. 67 a 68).

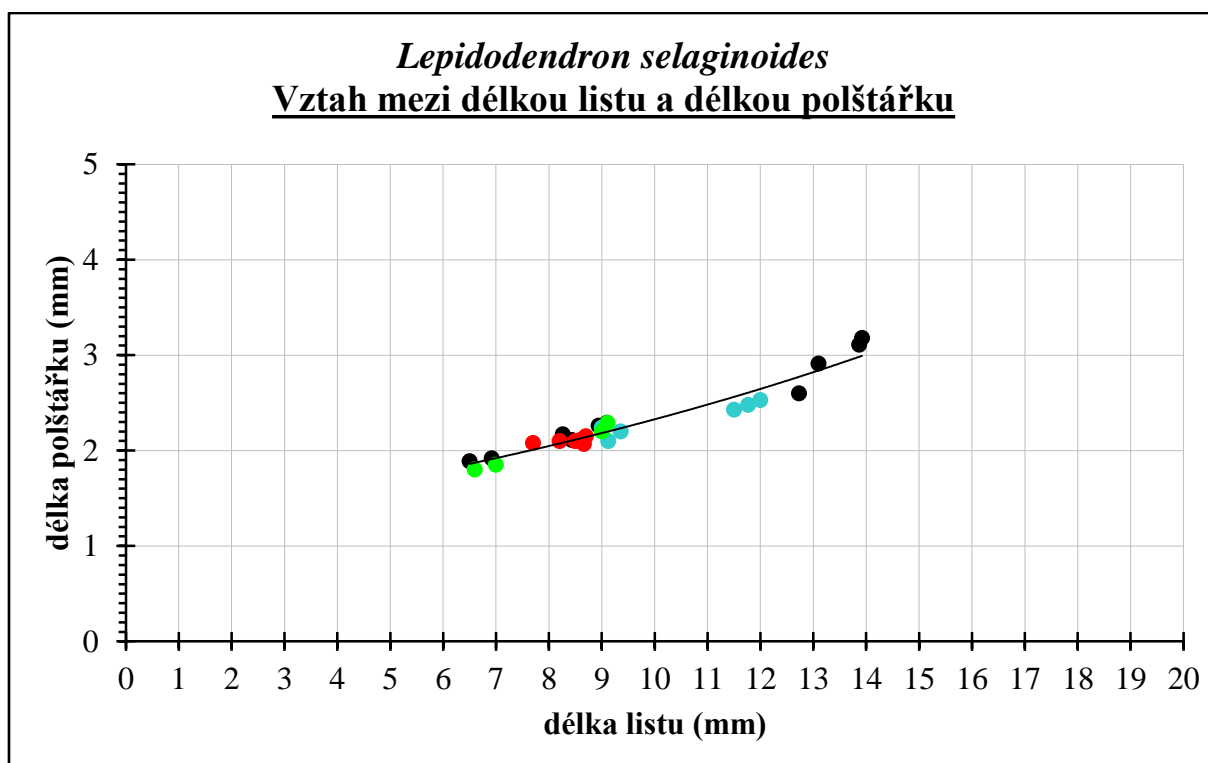
Největší osa, na které bylo možné listy měřit, má průměr 10,68 mm. Listy na této ose jsou 13,62-13,97 mm dlouhé (obr. 66) a jejich největší šířka se v jedné třetině nad bází pohybuje okolo 1,4 mm. Tato šířka poměrně rychle klesá na hodnotu 0,4-0,5 mm po většinu své délky. Nejmenší průměr větvičky měřil 1,3 mm a listy na ní dosahovaly délky 6,6-7 mm

(obr. 66) a maximální šířky okolo 1 mm v první třetině nad bázi. Tato šířka klesá až na velikost 0,2-0,3 mm.

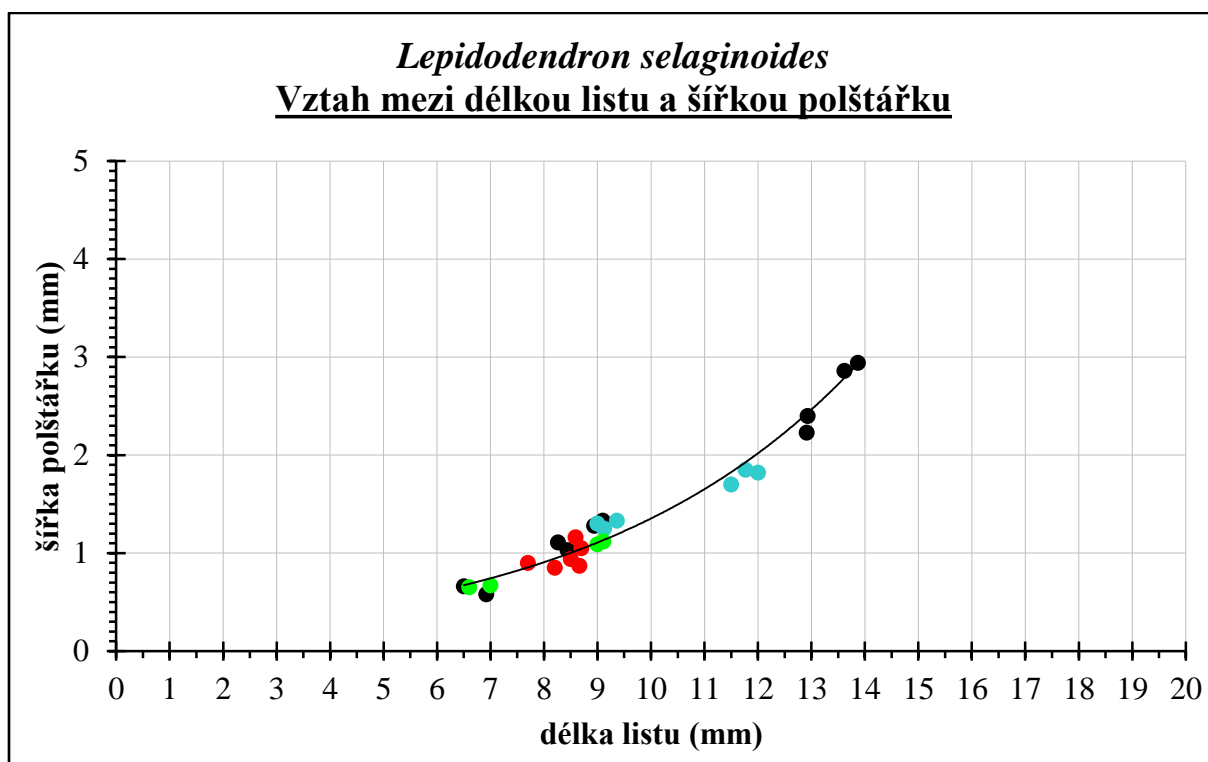
Vztah mezi velikostí úhlu přisedání listových polštářků a průměrem osy nám vykazuje exponenciální trend (obr. 69). U větviček s menším průměrem přisedají listy pod menším úhlem než listy na větvičkách o větším průměru. U nejmenší osy průměru 1,8 mm, listy přisedají pod úhlem přibližně 31-32°. Naopak u největšího studovaného průměru 10,68 mm přisedají pod úhlem asi 58-64°.



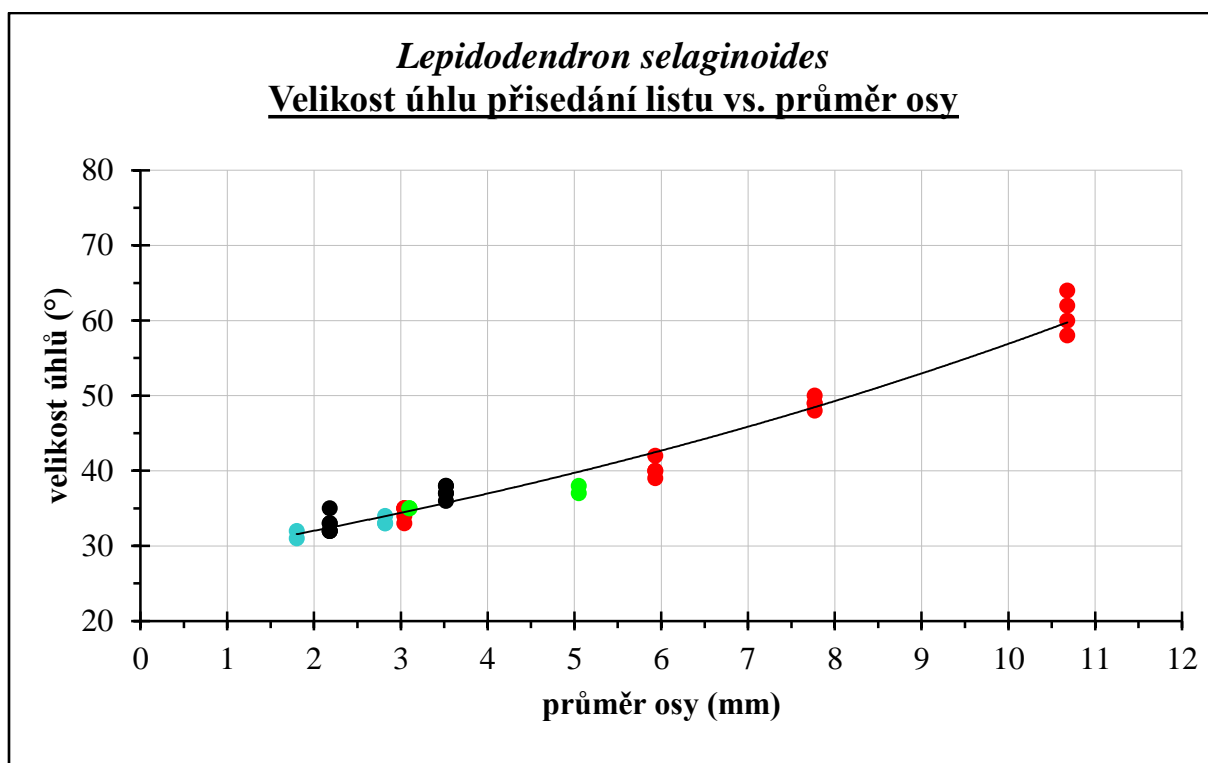
Obr. 66 Délka listu vs. průměr osy (4 vzorky, 26 měření)



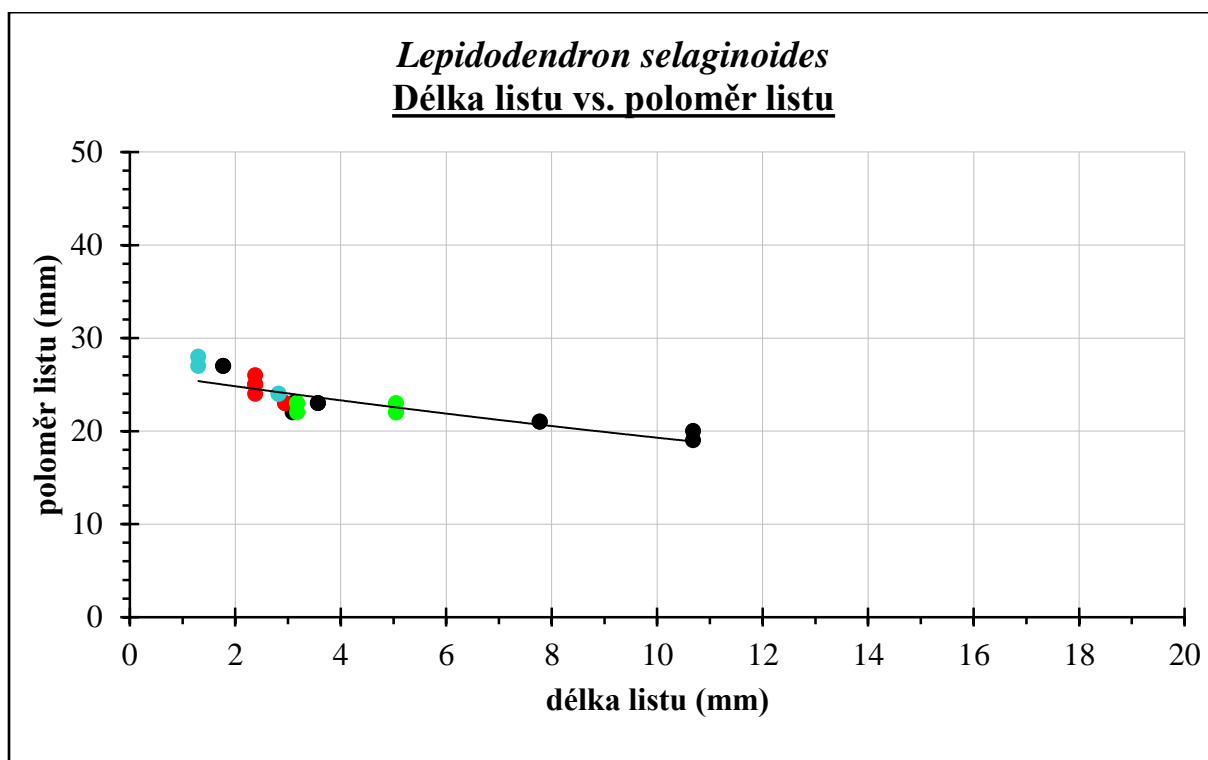
Obr. 67 Délka listu vs. délka polštářku (4 vzorky, 26 měření)



Obr. 68 Délka listu a šířka polštářku (4 vzorky, 26 měření)

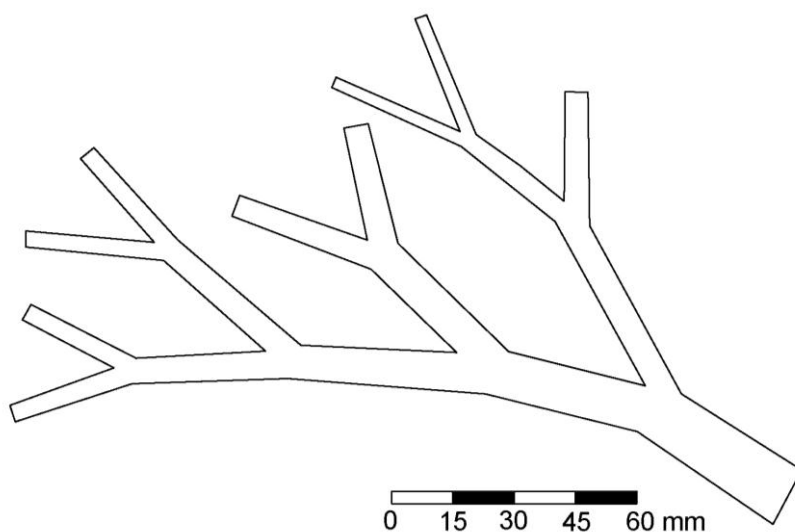


Obr. 69 Velikost úhlu přisedání listu vs. průměr osy (4 vzorky, 37 měření)



Obr. 70 Délka listu vs. poloměr listu (4 vzorky, 26 měření)

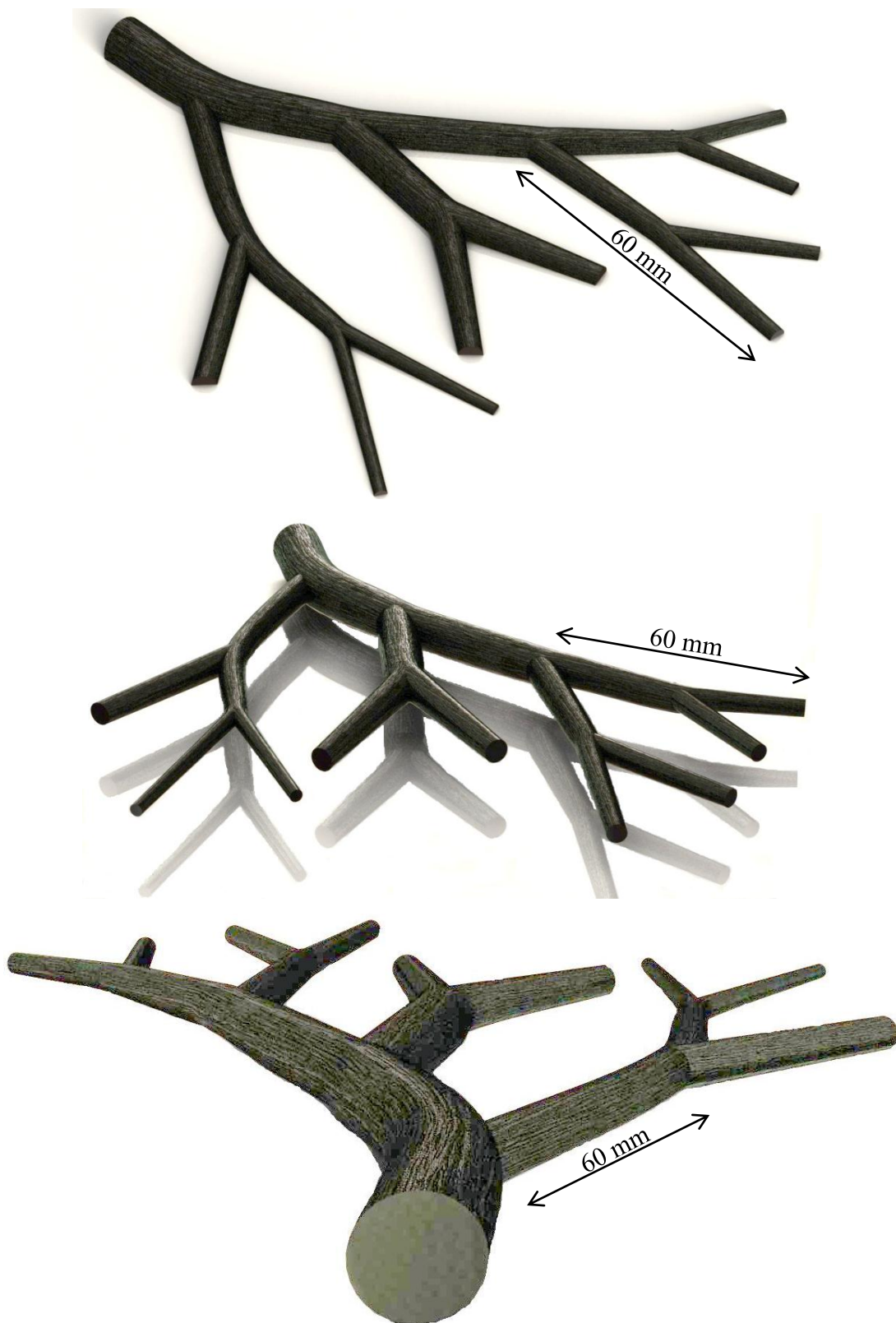
Na obrázku č. 71 lze vidět obrys větvičky. Poté jsou obrázky, jak by větvička mohla ve skutečnosti vypadat (obr. 72 a 73).



Obr. 71 Rekonstrukce větvičky o průměru 15 mm programu CAD 2D, měřítko 60 mm



Obr. 72 Vymodelovaná větvička o průměru 15 mm v programu Cinema 4D



Obr. 73 Větvička při různých pohledech

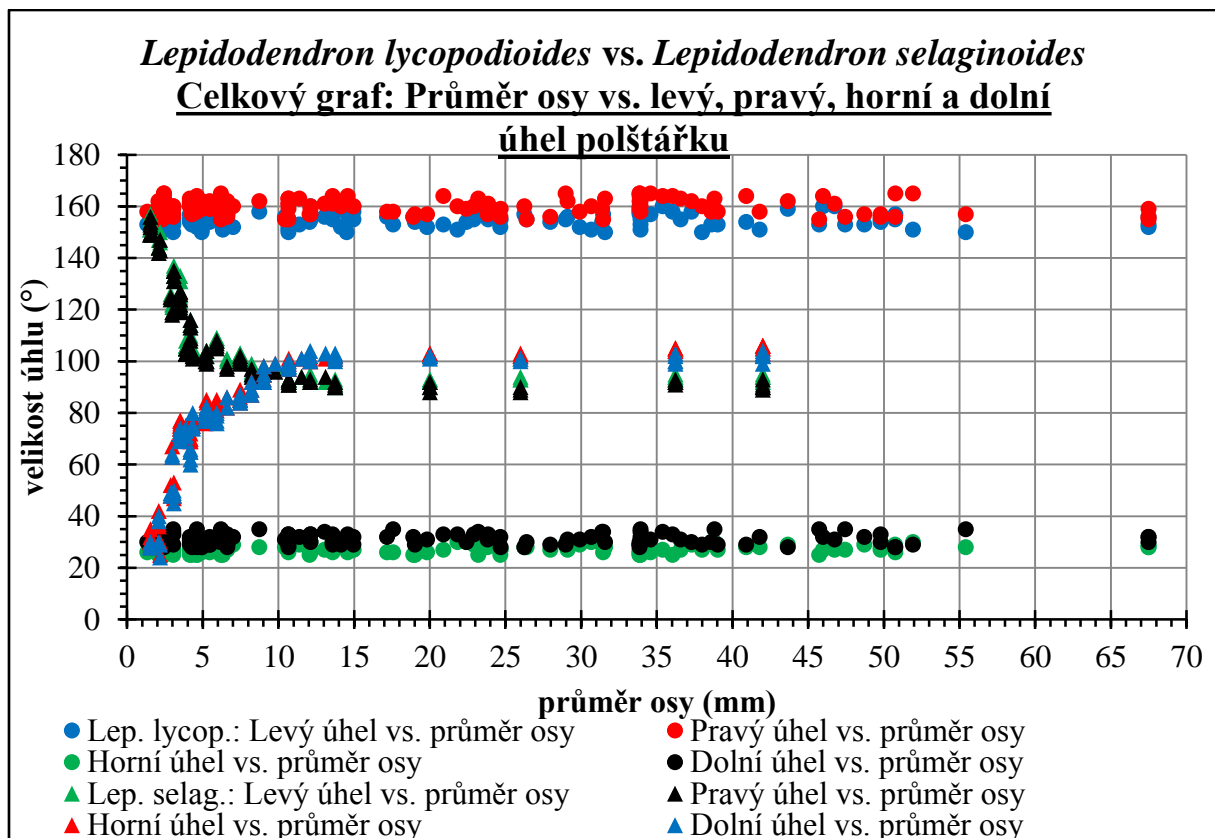
7 Srovnání druhů *Lepidodendron lycopodioides* a *L. selaginoides*

Při porovnání polštářků u obou druhů je na první pohled vidět, zejména u silnějších větví, že se polštářky u obou druhů výrazně liší. Listové polštářky *L. lycopodioides* mají jedinečný tvar, kterým se tento druh stává v podstatě nezaměnitelným s ostatními druhy. Polštářky na různě silných osách si zachovávají svůj charakteristický tvar. Proto velikosti všech úhlů polštářku vykazují se změnou průměru větve jen nepatrné rozpětí hodnot. Horní úhel se pohybuje v rozmezí 25-30°, dolní 28-35°, pravý 150-160° a levý úhel dosahuje hodnot 155-165° (obr. 74). Polštářky jsou úzkého asymetrického protáhlého kosočtverečného tvaru. Horní a dolní část polštářku tvoří ostré úhly, laterální úhly jsou zaoblené. Polštářek je mírně sinusovitě prohnutý. Horní konec polštářku se mírně obloukovitě stáčí na pravou stranu, zatímco dolní konec lehce obloukovitě směřuje na opačnou stranu. Tyto údaje platí pro pozitiv. Naproti tomu druh *L. selaginoides* má tvar listových polštářků, který lze snadno zaměnit některými jinými druhy lepidodender. Polštářky si nezachovávají jednotný tvar a je podstatný rozdíl ve tvaru polštářků mezi tenkými a silnými větvemi. Proto velikosti všech úhlů polštářku vykazují velké rozpětí hodnot. Horní úhel dosahuje hodnot 25-106°, dolní 24-104°, pravý 88-156° a levý úhel nabývá hodnot 90-157° (obr. 74). Polštářky na silnějších osách mají široký asymetrický kosodélníkový až téměř symetrický kosočtverečný tvar. Tato kombinace tvaru je způsobena tím, že pravý a levý úhel neleží vždy úplně proti sobě, což může a nemusí souviset se způsobem zachování. Polštářky na nejtenčích osách jsou úzkého téměř symetrického protáhlého kosočtverečného tvaru. Horní a dolní část polštářku tvoří ostré úhly, laterální úhly jsou tupé a více zaoblené. U obou typů polštářků se dolní ani horní konec polštářků nestáčí na žádnou stranu a polštářek není sinusovitě prohnutý.

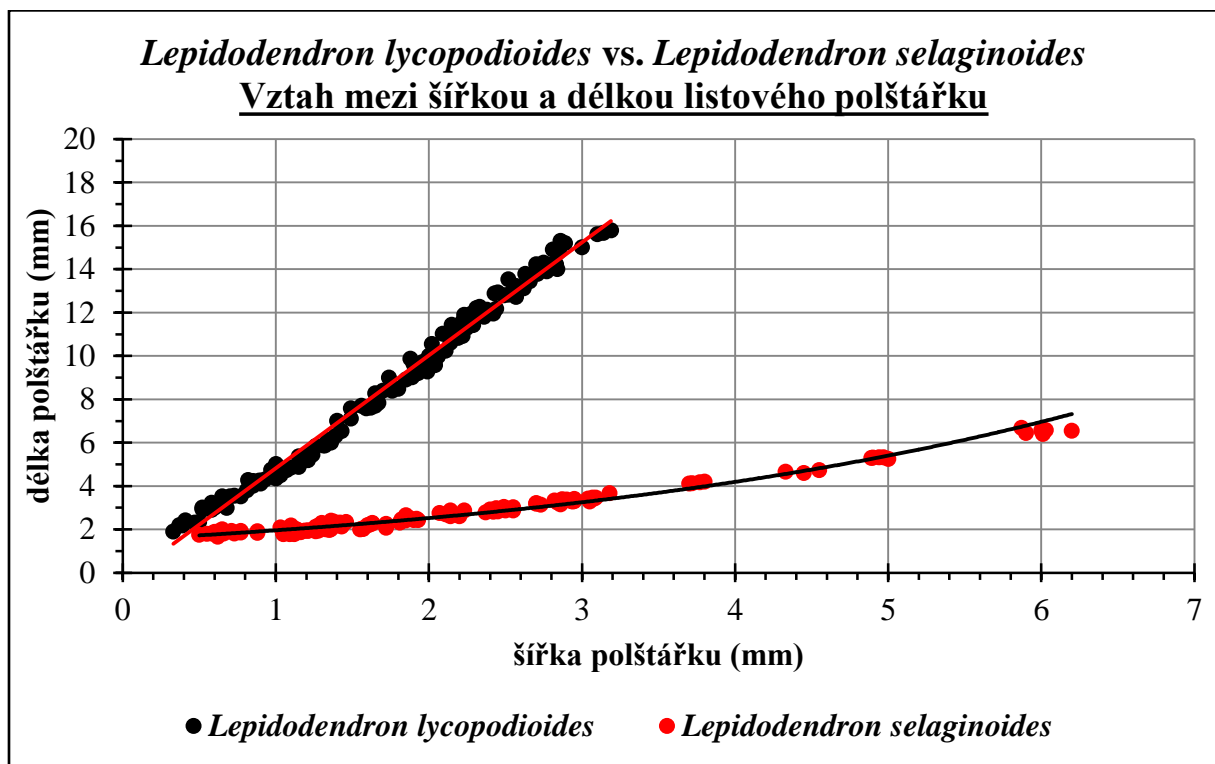
Vztah mezi šířkou a délkou listového polštářku nám ukazuje u obou druhů odlišnou závislost. Jak již bylo zmíněno, druh *L. lycopodioides* si uchovává svůj charakteristický tvar listových polštářků, proto je vztah mezi šířkou a délkou listových polštářků lineární a polštářek se mění proporcionálně (obr. 75). U druhu *Lepidodendron selaginoides* je vztah mezi šířkou a délkou listových polštářků exponenciální a obrys polštářku se s velikostí osy mění. Tvarem polštářků si oba druhy mohou být podobní jen na opravdu nejtenčích osách, s rostoucí délkou polštářku se polštářky výrazně liší. S narůstající velikostí polštářku, u druhu *L. selaginoides*, se jeho šířka zvětšuje rychleji než délka a polštářek se stává postupně širší (obr. 75).

Vztah mezi délkou (šířkou) listového polštářku a průměrem osy vykazuje u obou druhů exponenciální trend, který je ale od počátku zcela jiný. Druh *Lepidodendron lycopodioides* má vzhledem k průměru osy polštářky mnohem delší a užší než je tomu u druhu *Lepidodendron selaginoides*. S narůstajícím průměrem se tyto zásadní rozdíly ještě zvětšují (obr. 76 a 77). Poněvadž je zásadní rozdíl mezi délkou a šířkou listového polštářku a délkou (šířkou) listového polštářku a průměrem osy u obou druhů, bude i veliký rozdíl při porovnání délko-šířkového poměru listového polštářku a průměrem osy (obr. 78). Délko-šířkový poměr listových polštářku druhu *Lepidodendron lycopodioides* je přibližně 5 a s rostoucím průměrem osy se nemění (proporcionálnost polštářků). Polštářky jsou téměř vždy přibližně 5x delší než je jejich šířka. Naproti tomu u druhu *Lepidodendron selaginoides* se délko-šířkový poměr listových polštářku s rostoucím průměrem osy mění a nabývá hodnot od 3,5 do 1. Tedy na menších osách jsou polštářky až 3-4 delší než je jejich šířka a s rostoucím průměrem osy se délka a šířka polštářků vyrovnává a poměr se pohybuje kolem 1 (obr. 78).

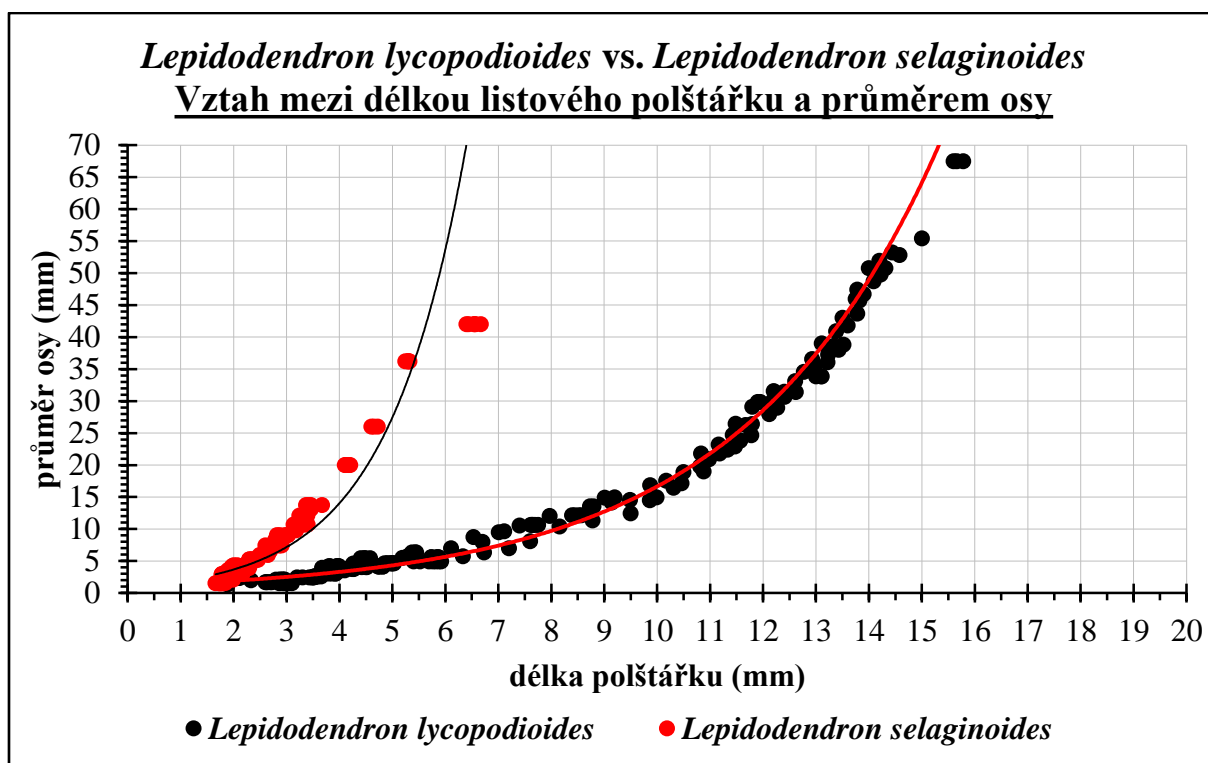
Největší šířka polštářku je u obou druhů mírně nad středem. Jak *Lepidodendron lycopodioides*, tak i *Lepidodendron selaginoides* mají pouze nepatrnou listovou jizvu. Listová jizva u druhu *Lepidodendron lycopodioides* leží mírně nad středem a připomíná rovnostranný trojúhelník. V okolí nepravé jizvy je stopa, která znázorňuje pozici liguly. Zatímco jizva *L. selaginoides* leží v horní části polštářku a znázorňuje jí naopak krátce čárkovitá nebo bodová stopa. Stopa po ligule nebyla u tohoto druhu pozorována. Od jizvy směrem k dolnímu a hornímu okraji polštářku *L. lycopodioides* se táhne více nebo méně zřetelný kýl jdoucí od 1/4 délky polštářku až přibližně ke 3/4 délky polštářku. Dolní kýl je nejvystouplejší v centrální části kolem listové jizvy. Horní kýl, méně viditelný, je plochý až mírně prohnutý. U *L. selaginoides* se naopak zřetelný kýl táhne pouze od jizvy směrem k dolnímu okraji polštářku. V této části kýl sahá až k úplnému okraji. Dolní část kýlu je mírně vystouplá. Horní kýl u tohoto druhu chybí. *L. lycopodioides* má v dolní části polštářku nepravidelné striace téměř po celé šířce polštářku. Nejnápadnější jsou na okraji v dolní části polštářku. Na polštářku jsou výrazné boční linky obloukovitě běžící z listové jizvy až k okraji polštářku, ty jsou nejvýraznější u listové jizvy, směrem k okrajům polštářku jsou méně nápadné. *L. selaginoides* má v dolní části také nepravidelné příčné striace, ale boční linky chybí.



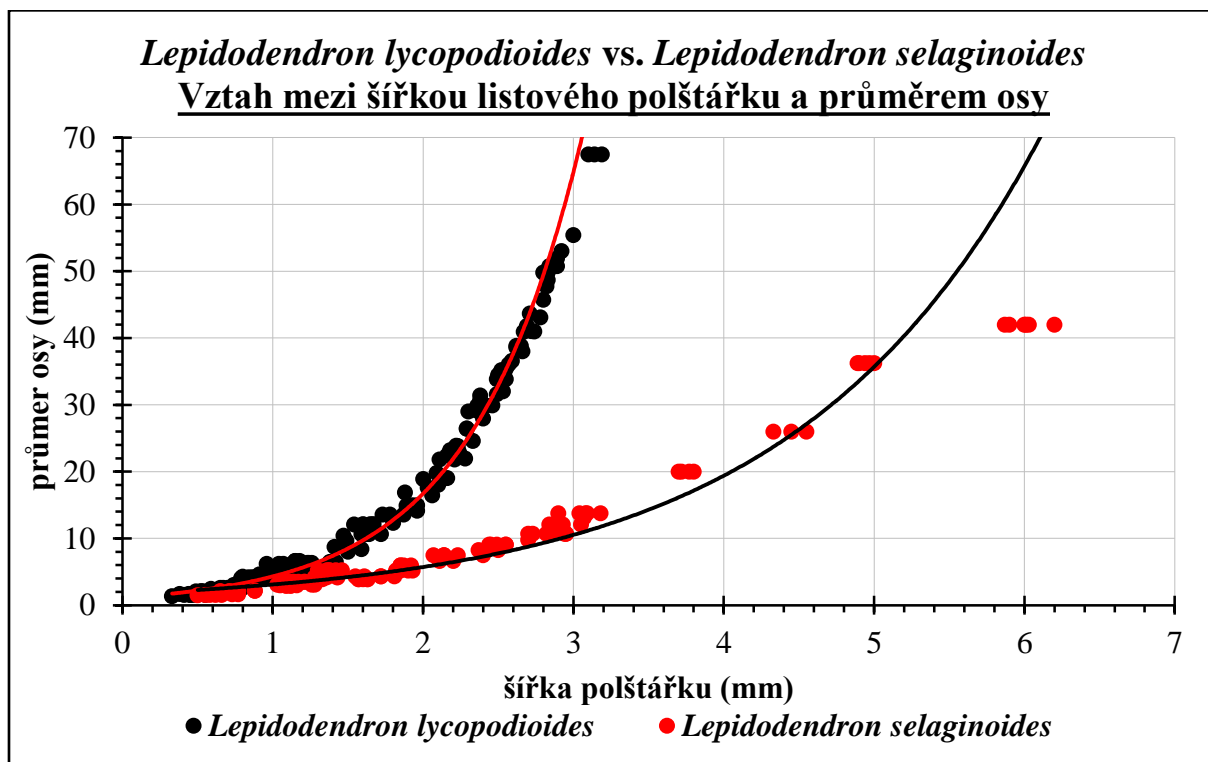
Obr. 74 *Lepidodendron lycopodioides* vs. *Lepidodendron selaginoides*: Celkový graf: Průměr osy vs. levý, pravý, horní a dolní úhel polštářku



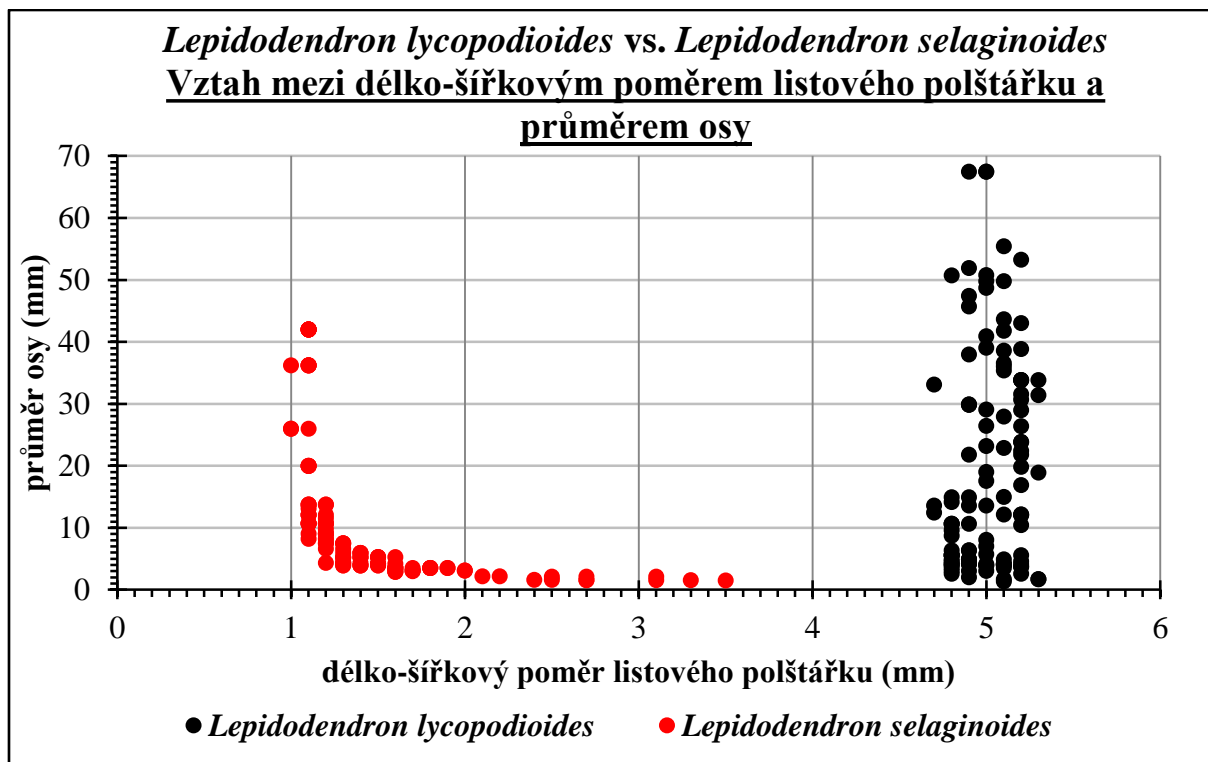
Obr. 75 Vztah mezi šířkou a délkou listového polštářku *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*



Obr. 76 Vztah mezi délkou listového polštářku a průměrem osy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*



Obr. 77 Vztah mezi šířkou listového polštářku a průměrem osy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*

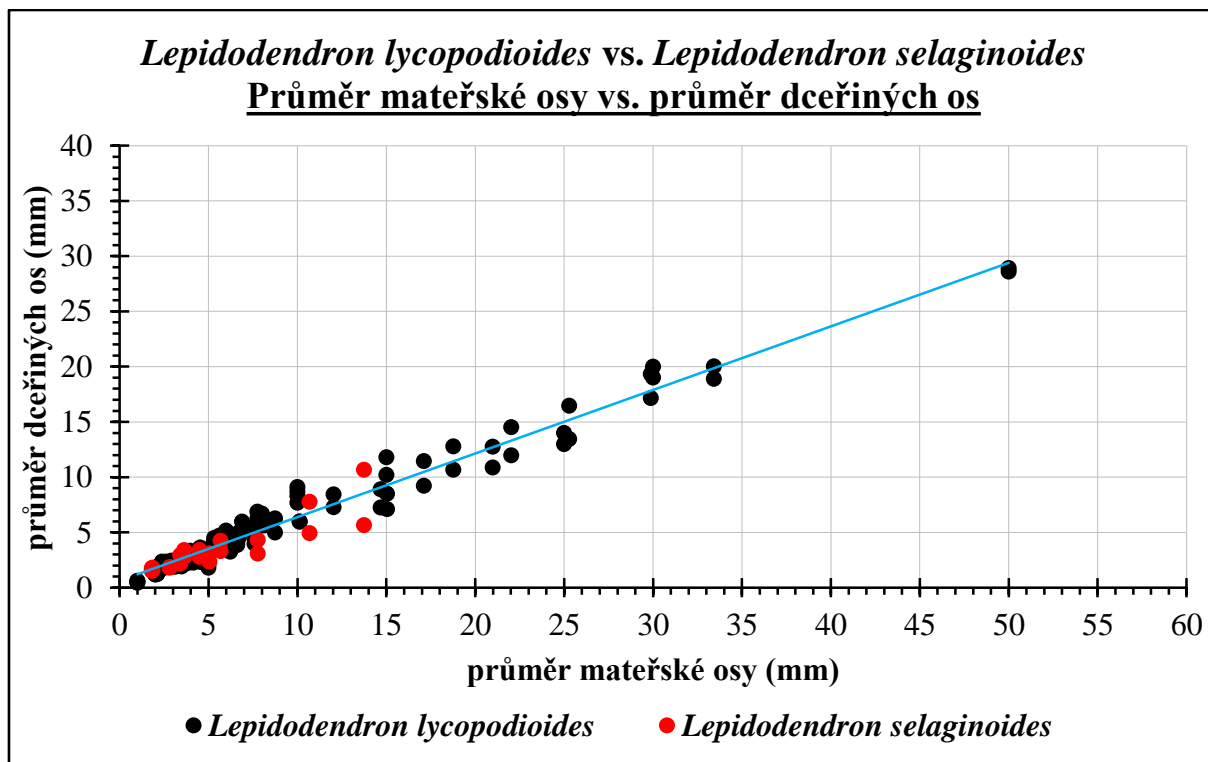


Obr. 78 *Lepidodendron lycopodioides* vs. *Lepidodendron selaginoides*: Vztah mezi délko-šířkovým poměrem listového polštářku a průměrem osy

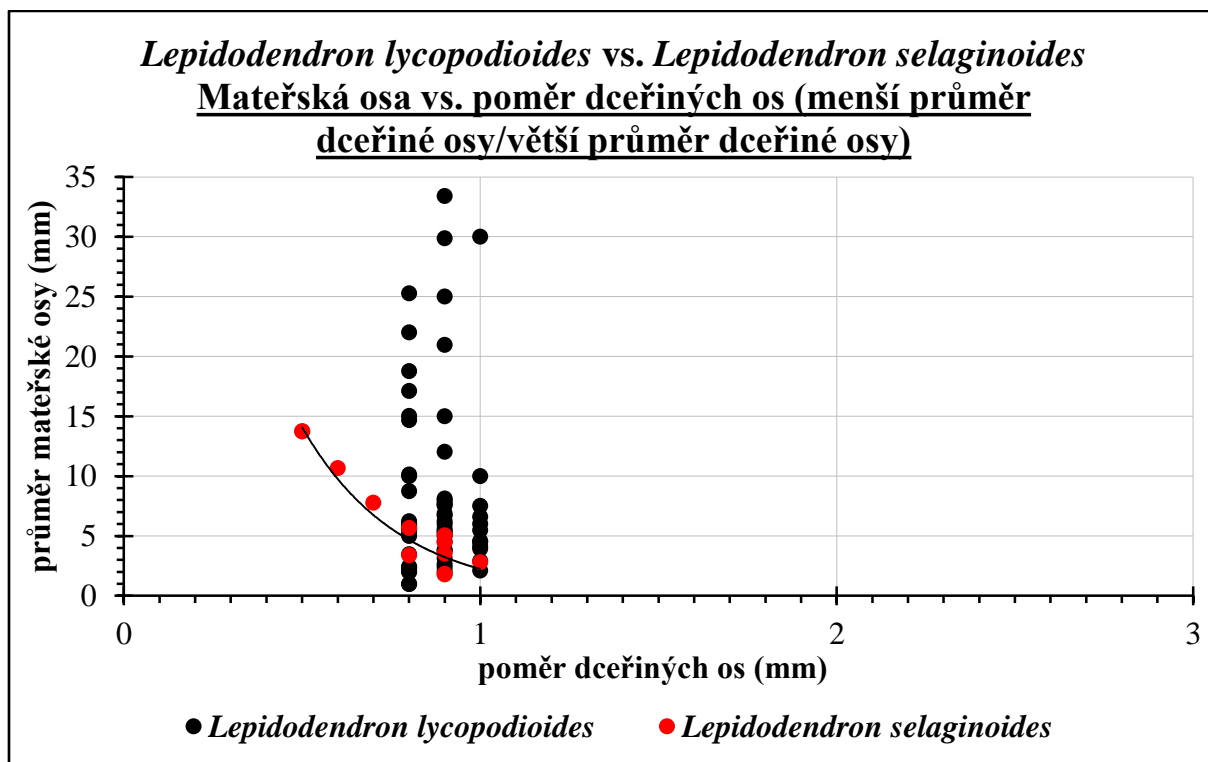
U obou druhů bylo pozorováno podobné dichotomické větvení a součet průměrů obou dceřiných os byl větší než průměr osy mateřské. U druhu *Lepidodendron lycopodioides* je toto větvení mírně nerovnoměrné, tedy jedna dceřiná větvička je silnější než druhá (obr. 79). Poměr mezi šířkou mateřské osy a velikostí průměrů dceřiných os je mírně exponenciální (obr. 79). S narůstajícím průměrem mateřské osy se poměr dceřiných os (menší průměr dceřiné osy/větší průměr dceřiné osy) příliš nemění a nabývá téměř konstantních hodnot 0,8-1 (obr. 80). Zatímco, u druhu *Lepidodendron selaginoides*, jak vyplývá z obrázku 79, je větvení více nerovnoměrné a vykazuje větší rozptyl hodnot, rozdíl v průměrech dceřiných os je tedy znatelnější než u *L. lycopodioides*. Poměr mezi šířkou mateřské osy a průměry dceřiných os je rovněž mírně exponenciální (obr. 79), ale s narůstajícím průměrem mateřské větvičky se poměr dceřiných os (tenčí dceřiná osa/silnější dceřiná osa) snižuje a dosahuje hodnot 0,5-1 (obr. 80). Se zvětšujícím se průměrem mateřské osy nastávají větší rozdíly v šířkách dceřiných os, jedna dceřiná osa může být až dvakrát silnější než druhá (obr. 80).

Jako příklad lze uvést mateřskou osu *L. lycopodioides* o průměru 14,68 mm, která se dělí na dceřiné osy o průměrech 7,26 mm a 8,89 mm. V tomto případě je poměr dceřiných os (tenčí dceřiná osa/silnější dceřiná osa) přibližně 0,8 (obr. 79 a 80). Naproti tomu mateřská osa druhu *Lepidodendron selaginoides* o podobném průměru 13,75 mm se větví na osy o průměru 5,67 mm a 10,68 mm a poměr dceřiných os je tak 0,5 (obr. 79 a 80).

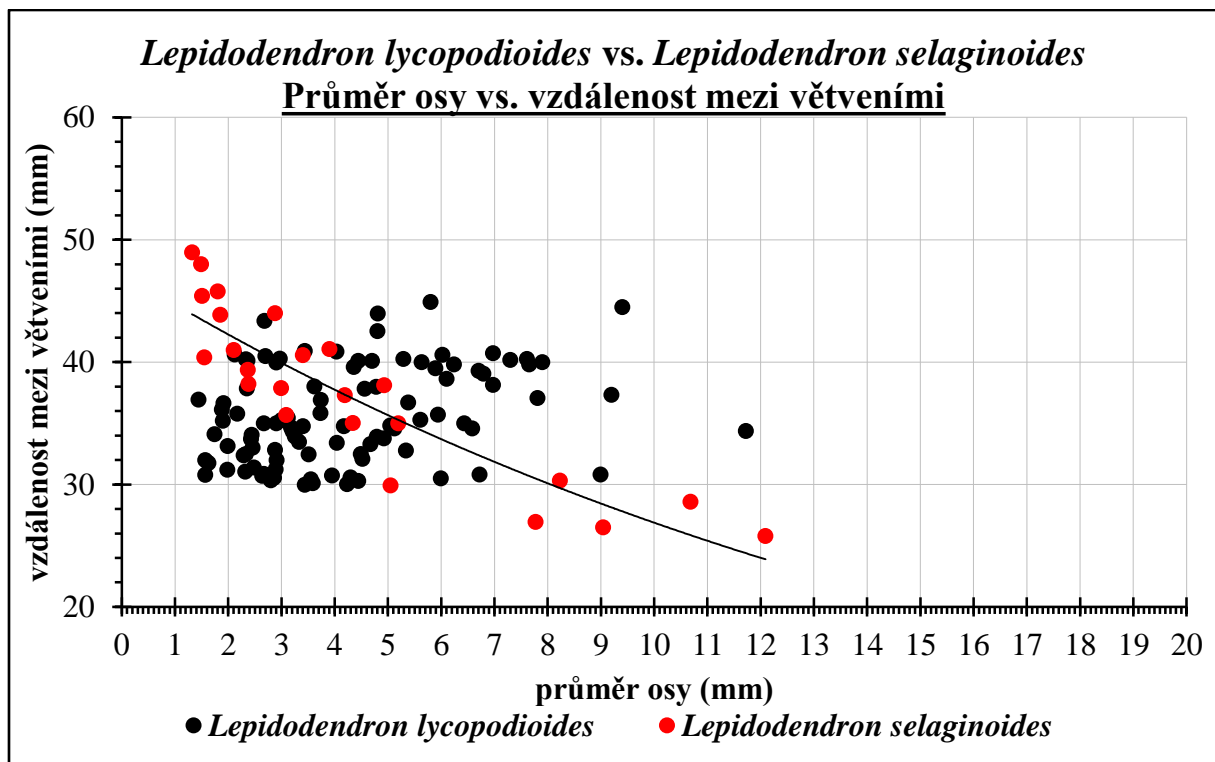
Vzdálenost sousedních dichotomií sledovaná v závislosti na průměru větvičky se u obou druhů poměrně liší. U druhu *Lepidodendron lycopodioides* se vzdálenost sousedních dichotomií s průměrem osy od 1,44 mm do 11,72 mm příliš nemění a větvení kolísá v rozmezí hodnot od 30 mm do 44,9 mm (obr. 81). U studovaného materiálu druhu *L. selaginoides* se vzdálenosti sousedních dichotomií s průměrem osy od 1,32 mm do 12,09 mm mění v mírně exponenciálním trendu (obr. 81). S klesajícím průměrem os se vzdálenost sousedních dichotomií zvětšuje (obr. 81). Mateřská osa *L. lycopodioides* se s rostoucím průměrem větví na osy dceřiné pod úhlem od 12° až do 39° a to v logaritmickém trendu (obr. 82). S rostoucím průměrem mateřské osy narůstá i hodnota úhlů větvení až k jejímu ustálení na hodnotě 40°. Tak je tomu např. u osy o průměru přibližně 25 mm. Naopak u druhu *L. selaginoides* se úhel větvení mateřské osy na osy dceřiné s rostoucím průměrem nemění a pohybuje se v rozmezí hodnot od 42° do 56° (obr. 82). Nejmenší koncové větvičky druhu *L. lycopodioides* mají průměr osy přibližně 0,5 mm a délku 70 mm zatímco druhu *L. selaginoides* jsou většího průměru (~1,19 mm) i délky (~100 mm).



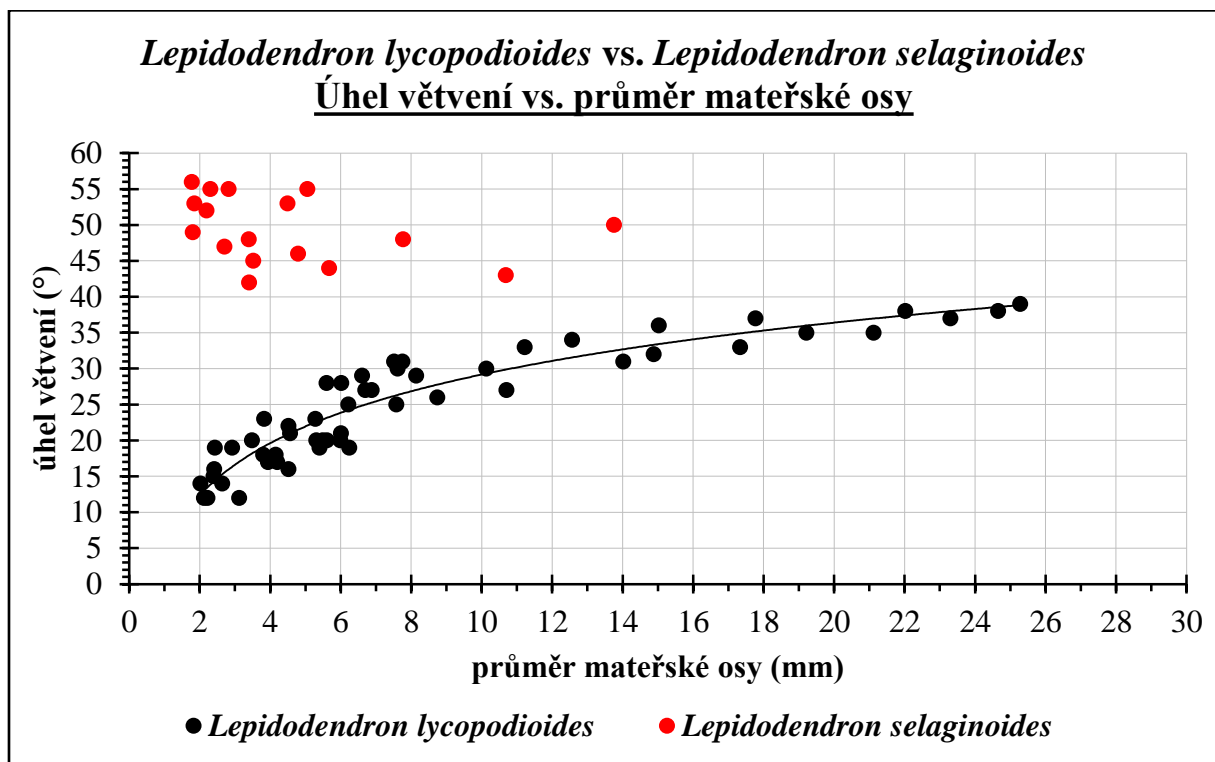
Obr. 79 Průměr mateřské osy vs. průměr dceřiných os *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*



Obr. 80 *Lepidodendron lycopodioides* vs. *Lepidodendron selaginoides*: Mateřská osa vs. poměr dceřiných os (menší průměr dceřiné osy/větší průměr dceřiné osy)



Obr. 81 Průměr osy vs. vzdálenost mezi větvenými druhů *Lepidodendron lycopodioides* a *Lepidodendron selaginoides*



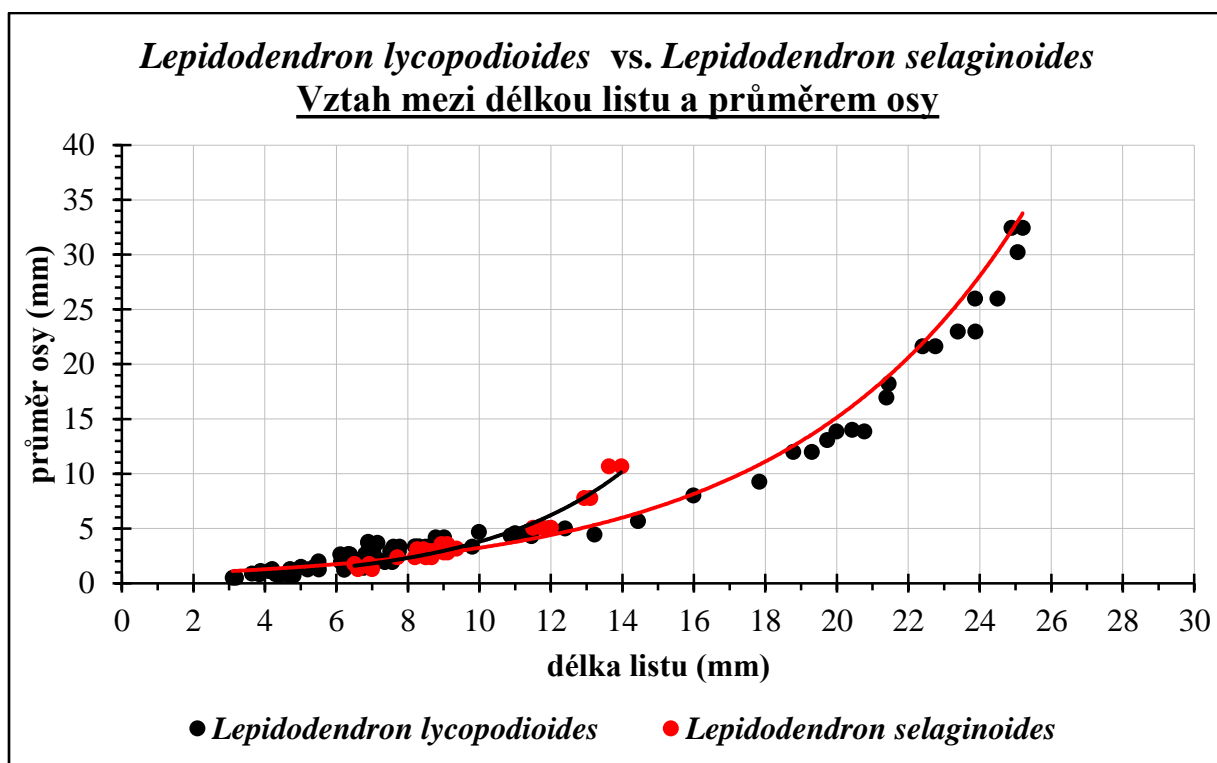
Obr. 82 Úhel větvení vs. průměr mateřské osy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*

Všechny vzorky obou srovnávaných druhů mají olistěné větve bez ohledu na jejich průměr. Listy jsou v obrysu celokrajné, lanceolátního tvaru, na koncích jsou špičaté. Žilka listu je nezřetelná, patrně v důsledku nepříznivého zachování. U druhu *Lepidodendron lycopodioides* dosahují listy největší šířky v první třetině délky listu, zatímco u *L. selaginoides* je největší šířka listu těsně u báze.

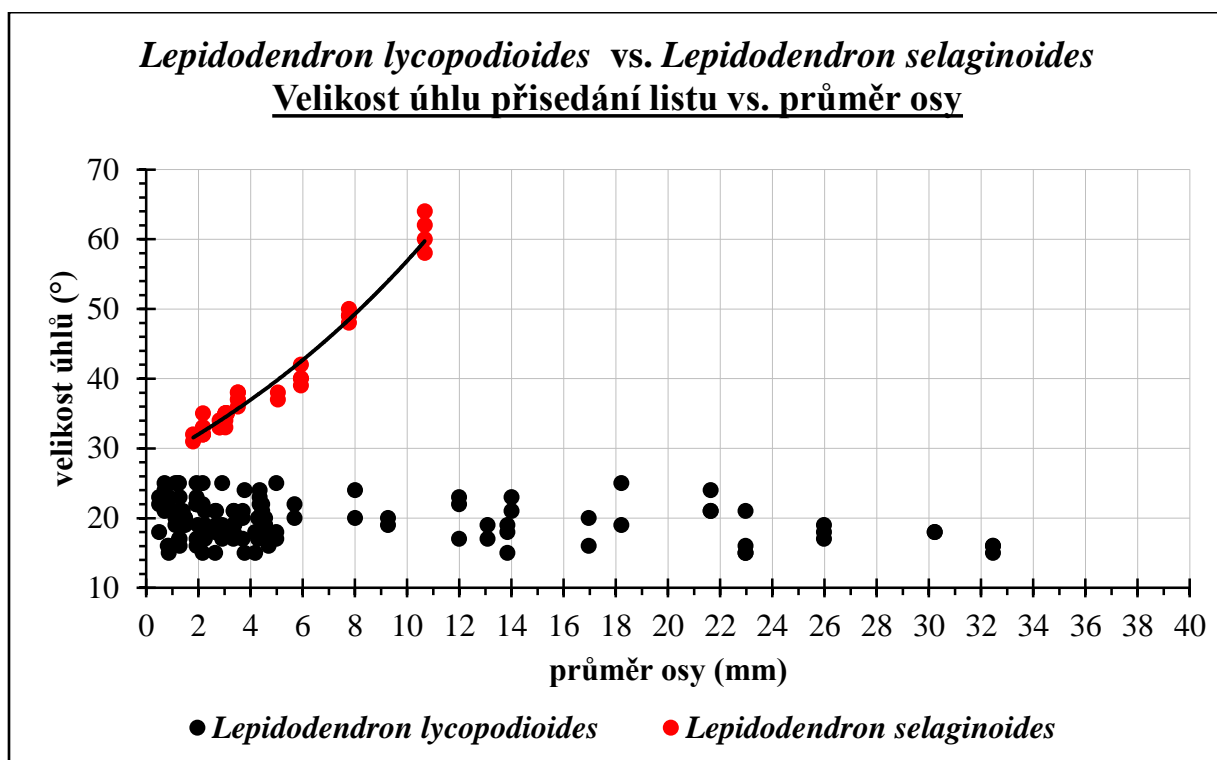
Podobně jako u ostatních stromovitých plavuní se velikost listů mění s velikostí polštářků a ty zase s průměrem osy. Listy na tenkých větvičkách jsou proto vždy menší než na větvích silnějších (obr. 83). Vztah mezi délkou listu a průměrem osy je u srovnávaných druhů podobného exponenciálního trendu. Listy na osách o průměru přibližně do 5 mm dosahují u obou druhů přibližně stejné délky. Se zvyšujícím se průměrem osy se ale listy u druhu *Lepidodendron lycopodioides* stávají delšími než listy na podobně silných větvích *L. selaginoides* (obr. 83).

Listy *L. lycopodioides* přisedají k listovým polštářkům pod úhlem 15-25° a obloukovitě se stáčí tak, že horní polovina listů je již téměř rovnoběžná s osou. Úhel přisedání se s průměrem osy nemění a jak na tenkých, tak na silných větvích zůstává stejný (obr. 84). Listy druhu *L. selaginoides* přisedají k listovým polštářkům pod většími úhly 32-64°. Horní polovina listů je pak rovněž téměř rovnoběžná s osou. Úhel přisedání listů tohoto druhu nám vyjadřuje exponenciální trend. U větviček s menším průměrem přisedají listy pod menším úhlem než listy na větvičkách o větším průměru (obr. 84).

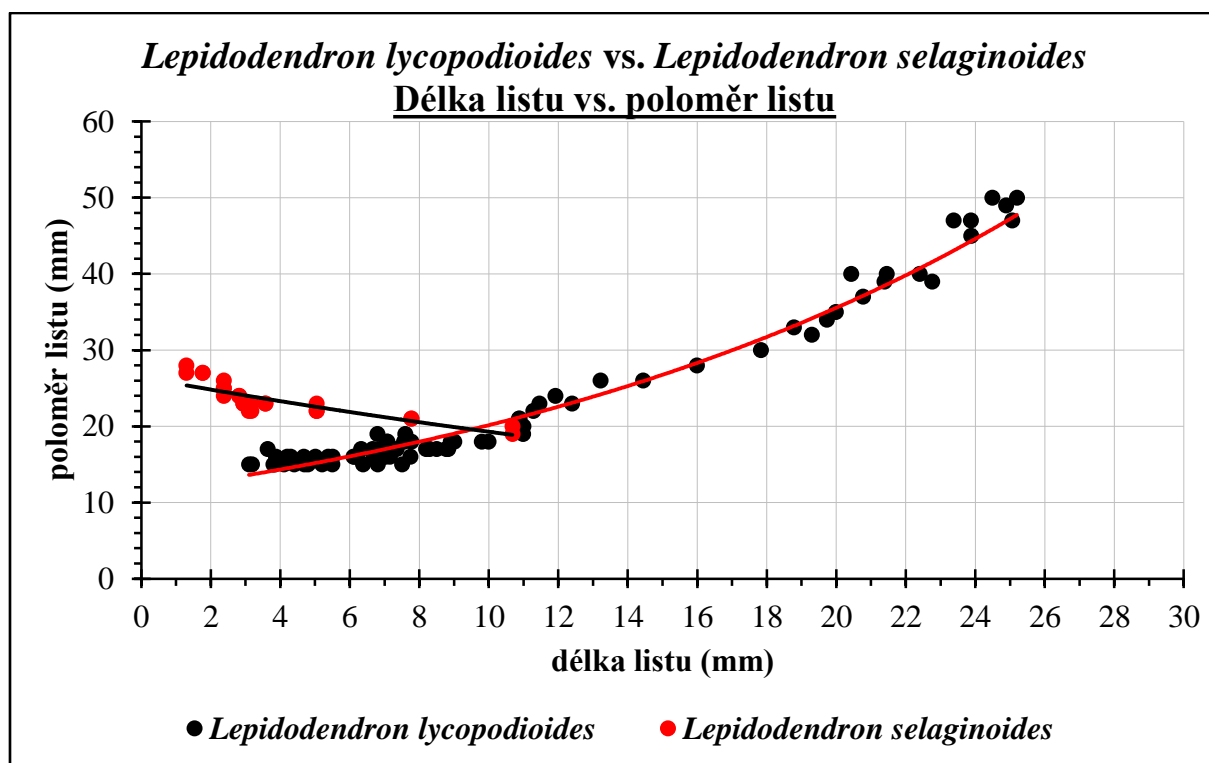
Lepidodendron lycopodioides má menší listy více obloukovitě zahnuté než delší listy na silnějších osách. Listy dosahují přibližně poloměrů R15-R50 (obr. 85). U druhu *L. selaginoides* je tomu naopak. Menší listy jsou méně obloukovitě zahnuté než listy větší. U tohoto druhu listy dosahují poloměrů přibližně R20-R30 (obr. 85).



Obr. 83 Vztah mezi délkou listu a průměrem osy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*



Obr. 84 Vztah mezi velikostí úhlu přisedání listu a průměrem osy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*



Obr. 85 Vztah mezi délkou listu a poloměrem listu *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*

8 Srovnání *L. lycopodioides* s podobnými druhy

Při porovnání *L. lycopodioides* s podobnými druhy jsem vycházel z práce Němejce (1947), který tento druh nazývá *L. selaginoides* a srovnává ho především s druhy *L. acutum*, *L. simile*, *L. ophirius* a s *bothrodendronem*. Níže proto provádím srovnání *L. lycopodioides* s těmito podobnými druhy, ačkoli je tento druh v mnoha aspektech specifický a těžko zaměnitelný s ostatními druhy. Proto uvádím jen nejdůležitější rozdíly *L. lycopodioides*.

Listové polštářky *L. acutum* mají sice podobný asymetrický protáhlý kosočtverečný tvar jako polštářky *L. lycopodioides*, jsou však většinou širší, jak ukazují rozdílné hodnoty délko/šířkového poměru obou druhů. Polštářky *L. acutum* dosahují obvykle délky od 8 do 20 mm a šířky od 3 do 7 mm. Obvykle jsou 15 mm dlouhé a 6-7 mm široké, což odpovídá ose o průměru 40 mm, kde mají délko-šířkový poměr přibližně 2-2,2. Na tenčí ose *L. acutum* o průměru asi 10 mm jsou polštářky 11,7-12 mm dlouhé a 4,2-4,4 mm široké a délko-šířkový poměr zde nabývá hodnot 2,7-2,9. Na menších osách *L. acutum* tedy mívá protáhlejší polštářky a z toho vyplývající větší délko-šířkový poměr polštářku než na silnějších osách. Naproti tomu polštářek *L. lycopodioides* má při délce 15 mm šířku 3 mm, což odpovídá délko-šířkovému poměru okolo 5 a tato hodnota se s průměrem větví příliš nemění. Na ose o průměru 40 mm má *L. lycopodioides* délku polštářku 13,3 mm a šířku 2,7 mm. Na větvičce o průměru 10 mm má polštářek délku 8,4 mm a šířku 1,7 mm. Nepatrný rozdíl je v pozici maximální šířky polštářku. Ta je u obou druhů umístěná přibližně ve stejné pozici. U *L. acutum* je asi ve 2/3, u druhu *L. lycopodioides* leží mírně nad středem. Polštářky *L. acutum* jsou téměř hladké, stejně jako u druhu *L. lycopodioides* je kýl jen slabě vyznačen. Na rozdíl od *L. lycopodioides* nemá *L. acutum* výrazné charakteristické striace v dolní části polštářku. Listové jizvy *L. acutum* jsou menší než *L. lycopodioides* a jsou situované velmi blízko vrcholu polštářku. Zatímco listové jizvy u druhu *L. lycopodioides* se nacházejí mírně nad středem.

Listy *L. acutum* jsou buď rovné anebo mírně obloukovitě prohnuté tak, že jejich horní konec směřuje většinou dolu, tj. na opačnou stranu než u *L. lycopodioides*, kde se obloukovitě stáčí k vrcholu větévky, až jsou s ní téměř rovnoběžné. Zásadní rozdíl je i v délce listů obou druhů. Listy *L. acutum* jsou nápadně delší a masivnější v porovnání s *L. lycopodioides*. Na menších osách o průměru 7,7 mm dosahují listy *L. acutum* délky 34-36 mm, u *L. lycopodioides* mají na stejné široké ose délku 17-19 mm.

Oba druhy se podobně monopodiálně a dichotomicky větví. Koncové větvičky *L. acutum* jsou ale znatelně delší a širší než u *L. lycopodioides*.

Při porovnání polštářků u druhů *L. lycopodioides* a *L. simile* je zejména u silnějších větví vidět, že se jejich polštářky vzájemně výrazně liší, ať už tvarem či morfologií. Listový polštárek druhu *L. simile* je celkově širší a nezachovává si, na rozdíl od *L. lycopodioides*, svůj jednotný a charakteristický tvar. Na tenkých osách má protáhlý tvar, na silnějších osách většinou širší a zkrácenější. Proto velikosti všech úhlů polštářku vykazují se změnou průměru větve větší rozpětí hodnot než u *L. lycopodioides*, kde je změna jen velmi nepatrná nebo téměř žádná. Polštářky obou druhů mají i rozdílné parametry (délku a šířku) vzhledem k průměru osy větvičky. Jako příklad mohu uvést šířky větviček 50 a 13 mm. Na ose *L. simile* o průměru 50 mm dosahují polštářky délky 7,7 mm a šířky 4,6 mm. Horní a dolní úhly u tohoto druhu dosahují hodnot přibližně 74° a levý a pravý úhel 100°. *L. simile* o průměru 13 mm má polštářky dlouhé 5 mm a široké 2,5 mm, horní a dolní úhel dosahuje 50° a levý a pravý úhel přibližně 130°. Zatímco *L. lycopodioides* má při průměru osy 50 mm délku polštářků 14,2 mm a šířku 2,8 mm. Polštárek je tedy téměř 2x delší a přibližně o polovinu užší než u srovnávaného *L. simile*. Podobně je tomu na ose *L. lycopodioides* o průměru 13 mm, kde je polštárek dlouhý 8,8 mm a široký 1,8 mm. Velikosti úhlu polštářků se u rozdílných průměrů os *L. lycopodioides* téměř nemění. Z velikostí polštářků pak vyplývá, že délko-šířkový poměr listových polštářků *L. simile* je přibližně 2, zatímco u *L. lycopodioides* je roven přibližně 5. Co se týká povrchu polštářků obou srovnávaných druhů, můžeme na první pohled vidět dva zásadní rozdíly. *L. lycopodioides* má v dolní části polštářku charakteristické striace. *L. simile* tyto striace postrádá a listovou jizvu má výše položenou než u *L. lycopodioides*.

Zásadní rozdíl mezi druhy *L. lycopodioides* a *L. simile* je také ve způsobu přisedání listů, jejich tvaru v bočním pohledu a v délce listů. Listy *L. simile* přisedají k listovým polštářkům pod většími úhly než u *L. lycopodioides*. U větších průměrů větviček (> 13 mm) tvoří úhly přisedání *L. simile* téměř 90° a se snižujícím se průměrem osy větviček se tento úhel zmenšuje, avšak zůstává pořád větší než u stejně silných os druhu *L. lycopodioides*. Tvar listů, především u větších větviček, je u obou druhů nápadně odlišný. Listy *L. simile* mají charakteristické esovité prohnutí (hlavně ve spodní části) zatímco listy *L. lycopodioides* jsou zahnuty do oblouku. Délka listů je další důležitý parametr, podle kterého se dají tyto dva druhy rozeznat. Listy *L. simile* jsou ve srovnání s *L. lycopodioides* delší a robustnější. Na vybraných osách o průměru 1 a 36 mm dosahují délky 8 a 33 mm. Listy *L. lycopodioides* jsou na takto silných osách dlouhé přibližně 5 a 25 mm.

Oba druhy se na první pohled liší dichotomickým větvením. *L. simile* se dichotomicky větví na dceřiné větvičky pod daleko většími úhly než *L. lycopodioides*. Jako příklad mohu uvést mateřskou osu *L. simile* o průměru 2 mm, která se větví na dceřiné osy pod úhlem 33°.

Stejně široká osa *L. lycopodioides* se větví pod úhlem 12°. Podobný rozdíl lze vidět i u silnějších větví. Nápadný rozdíl je také v koncových větvičkách obou druhů. Ty jsou u *L. simile* mnohem širší a delší než u *L. lycopodioides*. Koncové větvičky druhu *L. simile* jsou průměru až 2 mm a délky minimálně 100 mm. Naopak koncové větvičky *L. lycopodioides* dosahují průměru přibližně 0,5 mm a délky 70 mm.

Zásadní rozdíl mezi druhy *L. lycopodioides* a *L. ophirius* je ve tvaru a velikosti polštářků a délky a šířky listů. Polštářky *L. ophirius* jsou více kosočtverečné a jsou širší než polštářky druhu *L. lycopodioides*. Délka kolísá od 3 do 17 mm a jejich šířka okolo 2 až 5 mm. Poměr délky a šířky je tedy 2 až 4. Na první pohled je možné si všimnout, že olistěné vzorky *L. ophirius* mají daleko masivnější a delší listy než je tomu u *L. lycopodioides*. Proto nebylo potřeba uvádět morfometrickou analýzu, která by tyto dva druhy podrobněji srovnala.

Bothrodendron (*B. minutifolium* BOULAY) v mnoha aspektech připomíná *L. lycopodioides*. Podle Němejce (1947) jsou hlavní rozdíly následující: (1) Nejmladší větvičky u *L. lycopodioides* jsou v podstatě větší než u většiny známých *bothrodendronů*. (2) Na větších větví *bothrodendronu* listové polštářky na jemně vrásčité kůře rychle mizí a zůstávají po nich jen malé a oválné listové jizvy. Zatímco u *L. lycopodioides* jsou listy a rovněž i listové polštářky zachovány i na větších větvích. Dále lze říci, že lístky *bothrodendronu* jsou užší než lístky u *L. lycopodioides*. Přesto někteří autoři pokládají *L. lycopodioides* za identický s druhem *B. minutifolium* (Jongmans 1913/37, Bureau 1914).

Závěr

Hrabě Šternberk mylně definoval dva rostlinné druhy *L. lycopodioides* a *L. selaginoides* tak, že zařadil pod jedno druhové označení dva biologicky zcela odlišné druhy. Bylo nutné je taxonomicky přehodnotit a nově redefinovat. Další problém byl nomenklatorický, kdy bylo potřeba vyřešit názvy, které budou používány pro redefinované druhy. Jako metodiku jsem zvolil morfometrickou analýzu v programu AutoCAD 2D, kdy byla měřena celá řada dostupných parametrů. Zjistil jsem, že se jedná o zcela odlišné biologické druhy a v této práci jsou oba druhy řádně redefinovány.

Fotografické tabule

Tabule 1

- Obr. A – *Lepidodendron lycopodioides*, E4743 typový vzorek, měřítko v mm
Obr. B, C – *Lep. lycopodioides*, detail polštářků vzorku E4743, měřítko 2 mm
Obr. D, E – *Lep. lycopodioides*, E4743, měřítko v mm
Obr. F – *Lep. lycopodioides*, E4744 typový vzorek, měřítko 15 mm

Tabule 2

- Obr. A – *Lep. lycopodioides*, listové báze (polštářky), měřítko v mm
Obr. B, C – *Lep. lycopodioides*, polštářky, měřítko 2 mm
Obr. D – *Lep. lycopodioides*, polštářky, měřítko v mm
Obr. E – *Lep. lycopodioides*, listy, měřítko v mm

Tabule 3

Lep. lycopodioides, větvení, měřítko 100 mm

Tabule 4

Lep. lycopodioides, větvení, měřítko 10 mm

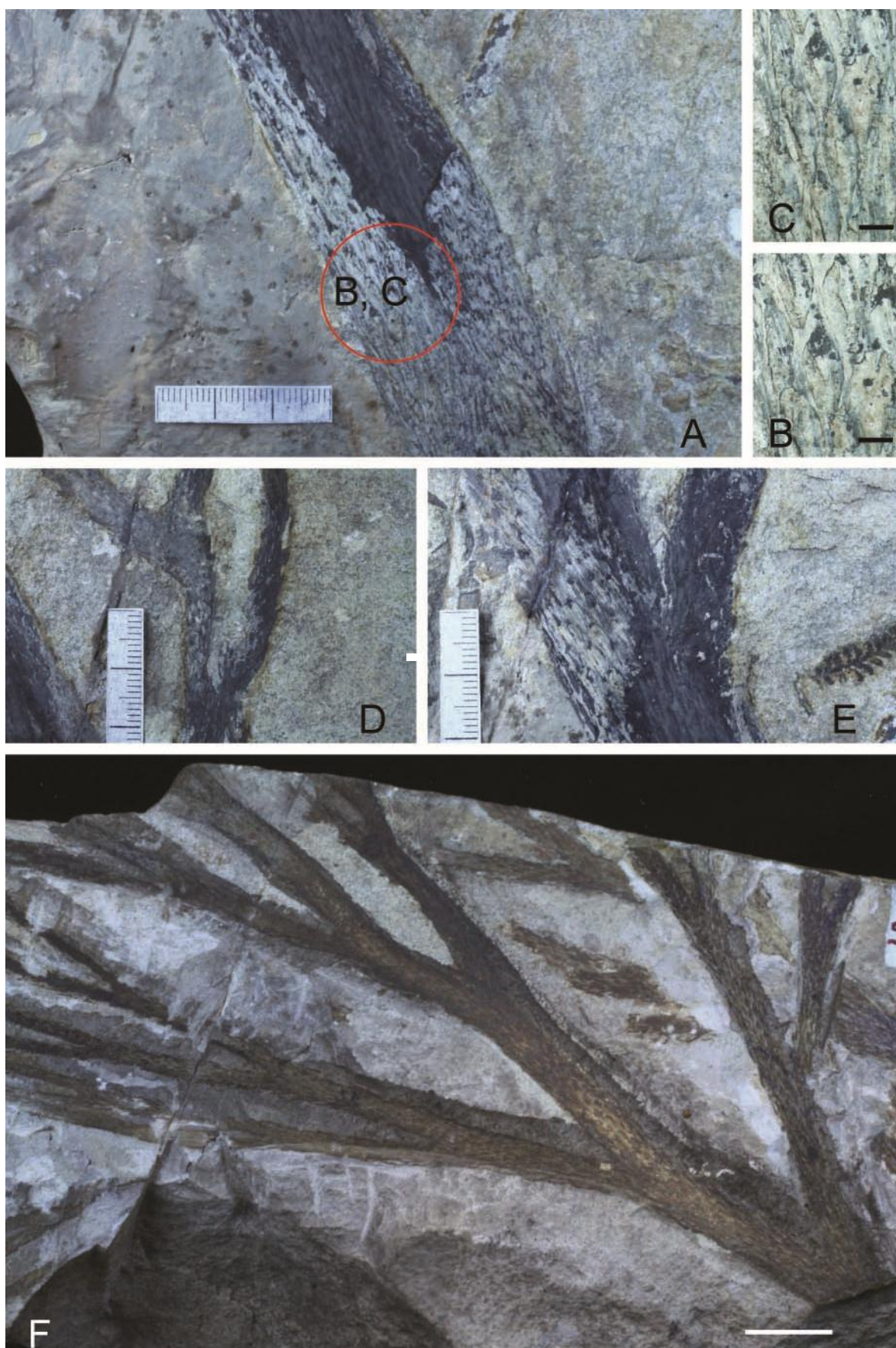
Tabule 5

- Obr. A – *Lep. selaginoides*, E1683 typový vzorek, měřítko v mm
Obr. B, C – *Lep. selaginoides*, E1683, detail polštářků vzorku E1683, měřítko v mm
Obr. D – *Lep. selaginoides*, větvení, měřítko v mm

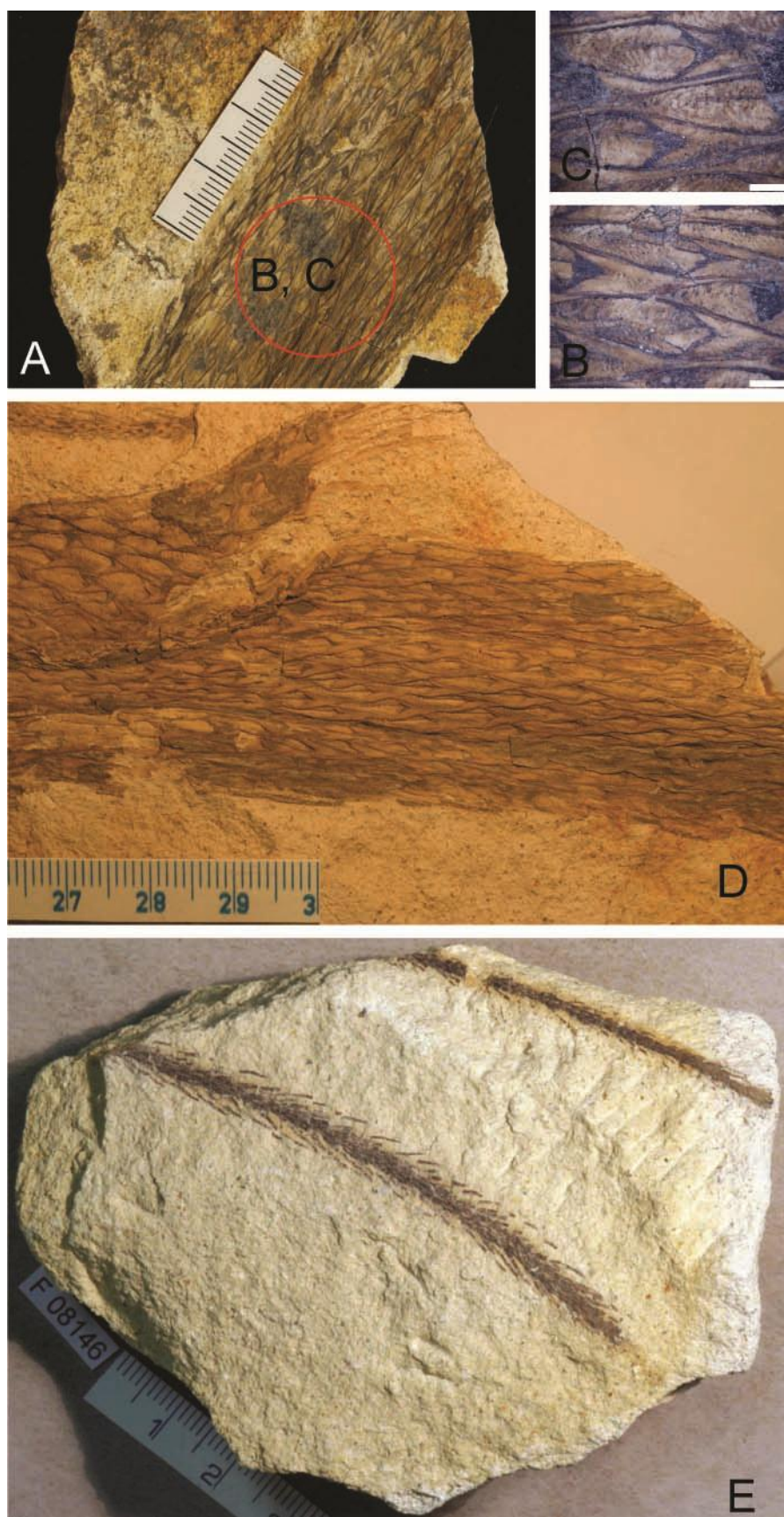
Tabule 6

Lep. selaginoides, větvení, měřítko v mm

Tabule 1



Tabule 2



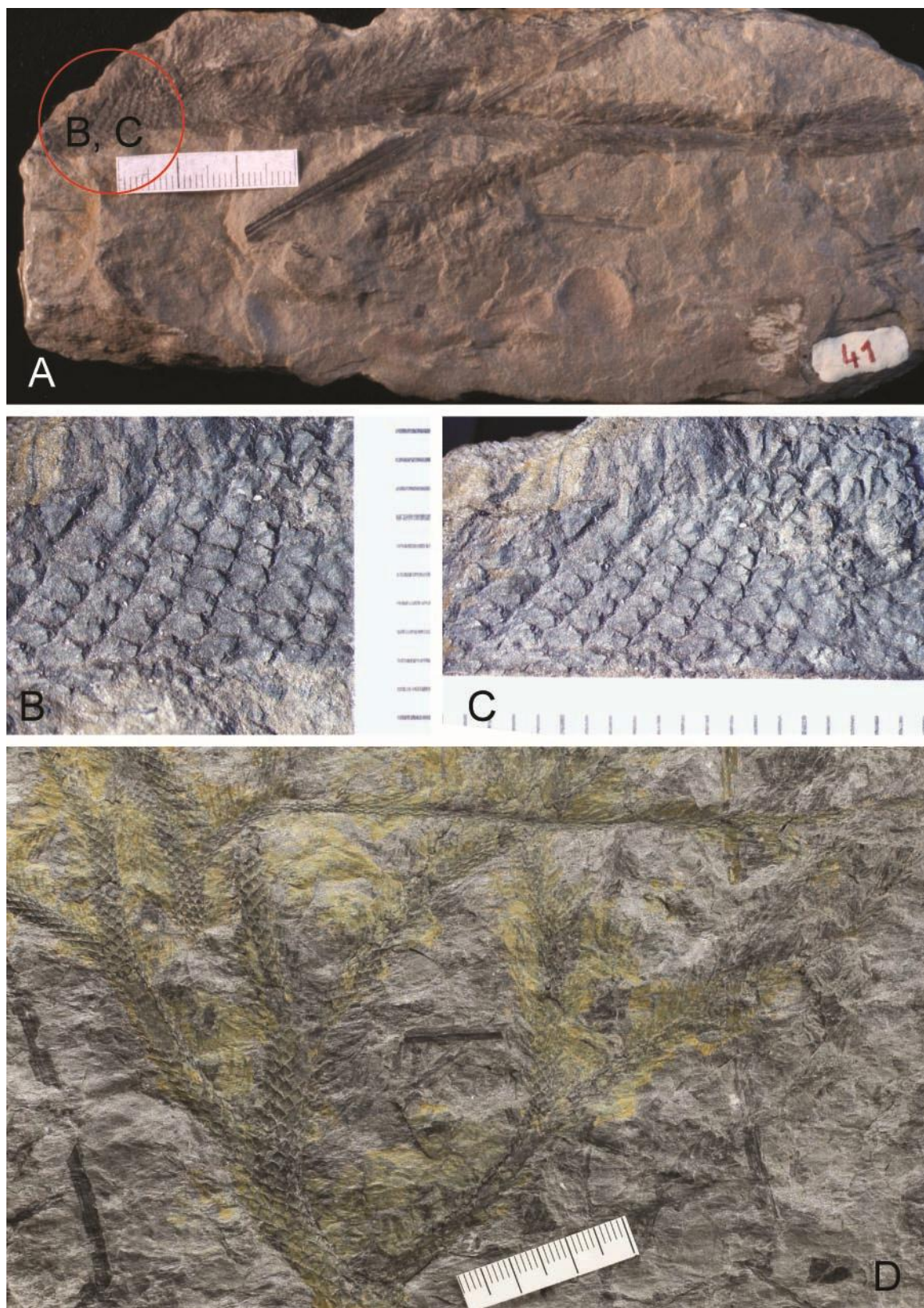
Tabule 3



Tabule 4



Tabule 5

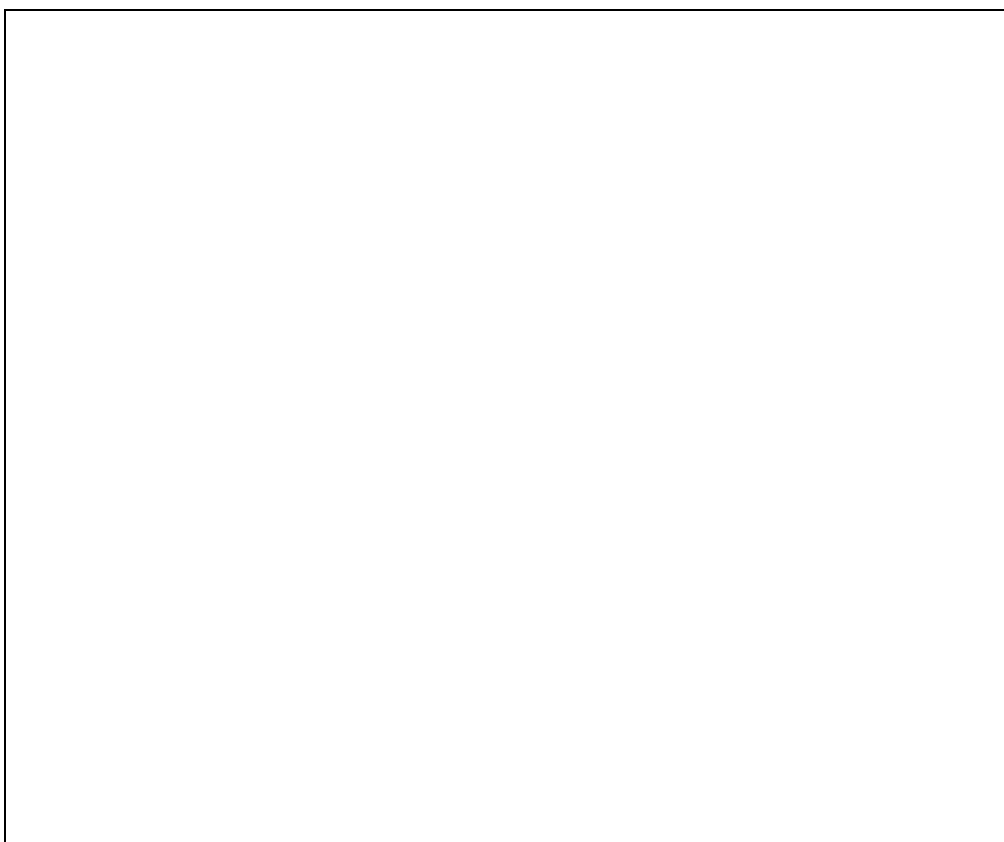


Tabule 6



Výstup měření (DVD)

Na přiloženém disku jsou uložena data měřených druhů *L. lycopodioides* a *L. selaginoides*. Disk obsahuje 62 stránek výstupu měření *L. lycopodioides* a 34 stran měření *L. selaginoides* ve formátu pdf.



Seznam použitých zdrojů

Balbach, M. K. 1962. Observations on the ontogeny of *Lepidocarpon*. American Journal of Botany 49: 984–989.

Balbach, M. K. 1965. Paleozoic lycopsid fructifications. I. *Lepidocarpon* petrifications. American Journal of Botany 52: 317–330.

Bartram, K. M., 1987. Lycopod succession in coals: an example from the Low Barnsley Seam (Westphalian B), Yorkshire, England. In: A. C. Scott (Editor), Coal and Coal-bearing Strata: Recent Advances. Geol. Soc. Spec. Publ., 32: 187–199.

Bateman, R. M. 1996. An overview of lycophyte phylogeny. In: J. M. Camus, M. Gibby, and R. J. Johns (eds), Pteridology in Perspective. Pp. 405–415. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Bateman, R. M., and W. A. DiMichele. 1994. Heterospory: The most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom. Biological Reviews 69: 345–417.

Bateman, R. M., W. A. DiMichele, and D. A. Willard. 1992. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: An essay on paleobotanical phylogenetics. Annals of the Missouri Botanical Garden 79: 500–599.

Bateman, R. M., P. R. Crane, W. A. DiMichele, P. R. Kenrick, N. P. Rowe, T. Speck, and W. E. Stein. 1998. Early evolution of land plants: Phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. Annual Review of Ecology and Systematics 29: 263–292.

Bek, J., and S. Opluštil. 2004. Palaeoecological constraints of some *Lepidostrobus* cones and their parent plants from the late Palaeozoic continental basins of the Czech Republic. Review of Palaeobotany and Palynology 131: 49–89.

Bek, J., and S. Opluštil. 2006. Six rare *Lepidostrobus* species from the Pennsylvanian of the Czech Republic and their bearing on the classification of lycospores. Review of Palaeobotany and Palynology 139: 211–226.

Besly, B. M. 1987. Sedimentological evidence for Carboniferous and Early Permian palaeoclimates of Europe. *Annales de la Société Géologique du Nord* 106, 131–43.

Besly, B. M. 1988. Palaeogeographic implications of late Westphalian to early Permian red-beds, Central England. In *Sedimentation in a synorogenic basin complex, the Upper Carboniferous of northwest Europe* (eds B. Besly & G. Kelling), pp. 200–21. London: Blackie.

Brack-Hanes, S. D. 1978. On the megagametophytes of two lepidodendracean cones. *Botanical Gazette* 139: 140–146.

Brack-Hanes, S. D. 1981. On a lycopsid cone with winged spores. *Botanical Gazette* 142: 294–304.

Brack-Hanes, S. D., and B. A. Thomas. 1983. A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 125–133.

Bureau, E., 1914: Bassin de la Basse Loire. II. Description des flores fossiles. – Paris.

Calder, J. H., 1993. The evolution of a groundwater influenced (Westphalian B) peat-forming ecosystem in a piedmont setting: the No. 3 seam, Springhill coalfield, Cumberland Basin, Nova Scotia. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, in press.

Calder, J. H. 1994. The impact of climate change, tectonism and hydrology on the formation of Carboniferous tropical intermontane mires: the Springhill coalfield, Nova Scotia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 106, 323–51.

Chaloner, W. G. 1967. Spores and land-plant evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 1: 83–93.

Chaloner, W. G., and B. Meyer-Berthaud. 1983. Leaf and stem growth in the *Lepidodendrales*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 135–148.

Chaloner, W. G., and J. M. Pettitt. 1987. The inevitable seed. *Bulletin de la Société de France, Actualités Botaniques* 134: 39–49.

Cichan, M. A., and T. N. Taylor. 1990. Evolution of cambium in geologic time — A reappraisal. In: M. Iqbal (ed.), *The Vascular Cambium*. Pp. 213–228. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY.

Cleal, C. J. 2005. The Westphalian macrofloral record from the cratonic central Pennines Basin, UK. *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften* 156, 387–401.

Cleal, C. J., and B. A. Thomas. 1999. Tectonics, tropical forest destruction and global warming in the Late Palaeozoic. *Acta Palaeobotanica*, Supplement 2, 17–19.

Cleal, C. J., and B. A. Thomas. 2005. Palaeozoic tropical rainforests and their effect on global climates: is the past the key to the present? *Geobiology* 3, 13–31.

Cleal, C. J., S. Opluštil, B. A. Thomas and Y. Tenchov. 2009. Late Moscovian terrestrial biotas and palaeoenvironments of Variscan Euramerica. *Netherlands Journal of Geosciences — Geologie en Mijnbouw*. 181 – 278.

Crookall, R. 1964. Fossil Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain. *Memoirs of the Geol. Survey of Great Britain. Palaeontology* 4(3), 217–354.

DiMichele, W. A. 1979a. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidophloios*. *Palaeontographica* 171B: 57–77.

DiMichele, W. A. 1979b. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron dicentricum* C. Felix. *Palaeontographica* 171B: 122–136.

DiMichele, W. A., 1980, *Paralycopodites* Morey and Morey, from the Carboniferous of Euramerica—a reassessment of the generic affinities and evolution of "*Lepidodendron brevifolium* Williamson. *Am. J. Bot.*, 67: 1466–1476.

DiMichele, W. A. 1981. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron*, with description of a new species. *Palaeontographica* 175B: 85–125.

DiMichele, W. A., 1983. *Lepidodendron hickii* and generic delimitation in Carboniferous lepidodendrid lycopods. *Syst. Bot.*, 8: 317-333.

DiMichele, W. A. 1985. *Diaphorodendron*, gen. nov., a segregate from *Lepidodendron* (Pennsylvanian age). *Systematic Botany* 10: 453–458.

DiMichele, W. A., and R. M. Bateman. 1992. Diaphorodendraceae, fam. nov. (Lycopsida: carboniferous): Systematics and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov. *American Journal of Botany* 79: 605–617.

DiMichele, W. A., and R. M. Bateman. 1996. The rhizomorphic lycopsids: A case study of paleobotanical classification. *Systematic Botany* 21: 535–552.

DiMichele, W. A. and T. L. Phillips. 1985. Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 44: 1-26.

DiMichele, W. A., and T. L. Phillips. 1994. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 106: 39–90.

DiMichele, W. A. and J. E. Skog. 1992. The Lycopsida: A symposium. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 447–449.

DiMichele, W. A., T. L. Phillips, and R. A. Peppers. 1985. The influence of climate and depositional environment on the distribution and evolution of Pennsylvanian coal-swamp plants. In: B. H. Tiffney (ed.), *Geological Factors and the Evolution of Plants*. Pp. 223–256. Yale University Press, New Haven, CT.

Dimitrova, T. K. H., C. J. Cleal, and B. A. Thomas. 2005. Palynology of late Westphalian-early Stephanian coal-bearing deposits in the eastern South Wales Coalfield. *Geological Magazine* 142: 809–821.

Donoghue, P. C. J. 2005. *Paleobiology*, 31 (2), pp. 77-93.

Eble, C. F., 1990. A palynological transect, swamp interior to swamp margin, in the Mary Lee coal bed, Warrior Basin, Alabama. In: R. A. Gastaldo, T. M. Demko and Yuejin Liu (Editors), *Carboniferous Coastal Environments and Paleocommunities of the Mary Lee Coal Zone, Marion and Walker Counties, Alabama*. Guideb. Fieldtrip 6, 39th Annu. Meet., Southeast. Sect., Geol. Soc. Am. Ala. Geol. Surv. Tuscaloosa, AL, pp. 65-81.

Eggert, D. A. 1961. The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. *Palaeontographica* 108B: 43–92.

Eggert, D. A. 1962. The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. *Palaeontographica* 110B: 99–127.

Eggert, D. A. 1972. Petrified *Stigmara* of sigillarian origin from North America. Review of *Palaeobotany and Palynology* 14: 85–99.

Eggert, D. L., 1982. A fluvial channel contemporaneous with deposition of the Springfield Coal Member (V), Petersburg Formation, northern Warrick County, Indiana. *Ind. Geol. Surv., Spec. Rep.* 28, 20 pp.

Eggert, D. A., and N. Y. Kanemoto. 1977. Stem phloem of a Middle Pennsylvanian *Lepidodendron*. *Botanical Gazette* 138: 102–111.

Eggert, D. L., C. - L. Chou, C. G. Maples, R. A. Peppers, T. L. Phillips, and C. B. Rexroad. 1983. Origin and economic geology of the Springfield Coal Member in the Illinois Basin. In: *Guideb. Fieldtrip 9, Geol. Soc. Am. Annu. Meet.*, pp. 121-146.

Falcon-Lang, H. J. 2004. Pennsylvanian tropical rain forests responded to glacial-interglacial rhythms. *Geology* 32, 689–92.

Frankenberg, J. M., and D. A. Eggert. 1969. Petrified *Stigmaria* from North America: Part I. *Stigmaria ficoides*, the underground portions of Lepidodendraceae. *Palaeontographica* 128B: 1–47.

Galtier, J. 2010. The origins and early evolution of the megaphyllous leaf. *International Journal of Plant Sciences* 171(6): 641–661.

Gastaldo, R. A., W. A. DiMichele, and H. W. Pfefferkorn. 1996. Out of the Icehouse into the Greenhouse: A Late Paleozoic analog for modern global vegetation change. *GSA Today* 6(10), 1–7.

Gensel, P. G. 1992. Phylogenetic relationships of the zosterophylls and lycopsids: evidence from morphology, paleoecology, and cladistic methods of inference. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 450–473.

Gensel, P. G., and C. M. Berry. 2001. Early lycophyte evolution. *American Fern Journal* 91: 74–98.

Hirmer, M. 1927. *Handbuch der Paläobotanik: Band I-Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta*. R. Oldenbourg, München. 708 p.

Jennings, J. R. 1975. *Protostigmaria*, a new plant organ from the Lower Mississippian of Virginia. *Palaeontology* 18: 19–24.

Jennings, J. R., E. E. Karrfalt, and G. W. Rothwell. 1983. Structure and affinities of *Protostigmaria eggertiana*. *American Journal of Botany* 70: 963–974.

Jongmans, W. J., 1913/37: *Fossilium Catalogus: II. Plantae*, pars 1, 15, 16, 18, 21, 22: *Lycopodiales* I (1913), II (1929), II (1930), IV (1932), V (1936), VI (1937).

Kenrick, P., and P. R. Crane. 1997a. *The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 441 p.

Kenrick, P., and P. R. Crane. 1997b. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33–39.

Kerp, H. 2000. The modernization of landscapes during the Late Paleozoic-Early Mesozoic. In: R. A. Gastaldo and W. A. DiMichele (eds), *Phanerozoic Terrestrial Ecosystems*, Paleontological Society Papers 6: 79–113.

Kidston, R. 1907. Note on a new species of *Lepidodendron* from Pettycur, *Lepidodendron pettycurensense*. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 27: 207–209.

Kotasowa, A. and T. Migier. 1995. Macroflora. In *The Carboniferous System in Poland* (eds A. Zdanowski & H. Zakowa), pp. 56–64. Prace no. 148. Warszawa: Państwowego Instytutu Geologicznego.

Kotyk, M. E., J. F. Basinger, P. G. Gensel, and T. A. Defreitas. 2002. Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. *American Journal of Botany* 89: 1004–1013.

Leisman, G. A., and T. L. Phillips. 1979. Megasporangiate and microsporangiate cones of *Achlamydocarpon varius* from the Middle Pennsylvanian. *Palaeontographica* 168B: 100–128.

Libertín, M., J. Bek, and J. Daškova. 2005. Two new species of *Kladnostrobus* nov. gen. and their spores from the Pennsylvanian of the Kladno-Rakovník Basin (Bolsovia, Czech Republic). *Géobios* 38: 467–476.

Mahaffy, J. F., 1988. Vegetational history of the Springfield coal (Middle Pennsylvanian of Illinois) and the distribution of the tree fern miospore, *Thymospora pseudothiessenii*, based on miospore profiles. *Int. J. Coal Geol.*, 10: 239–260.

Mašek, J., 1973. Volcanic products of the Central Bohemian Carboniferous (in Czech with English abstract). *Sbor. geol. Věd, Geol.* 24, 73–104.

Mosseichik, Y. V., D. A. Ignatiev, and I. A. Ignatiev. 2003. On the nature of the “*Stigmariolimestones*” of the Moscow coal basin Lower Carboniferous. *Akademiia Nauk SSSR, Trudy Geologicheskii Institut* 556: 72–84 (in Russian).

Němejc, F. 1947. The *Lepidodendraceae* of the coaldistricts of Central Bohemia. *Sborník Národního muzea v Praze, Řada B* 7(2), 45-87.

Němejc F., 1963, *Paleobotanika II.*, Praha, Československá akademie věd, 529 stran.

Nickrent, D. L., C. L. Parkinson, J. D. Palmer, and R. J. Duff. 2000. Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants. *Molecular and Biology Evolution* 17: 1885–1895.

Opluštil, S., 1991. Upper volcanic layer in the NW part of the Kladno depression (Upper Carboniferous, Kladno basin). *Věstník Ústředního ústavu geologického*. 66, 379-385. Praha.

Opluštil, S. 2004. Late Carboniferous tectono-sedimentary evolution and related terrestrial biotic changes on the Northern Variscan and Appalachian forelands, and adjacent paralic and continental basins. *Geologica Balcanica* 34, 51–69.

Opluštil, S. and C. J. Cleal. 2007. A comparative analysis of some Late Carboniferous basins of Variscan Europe. *Geological Magazine*, 144, 417-448.

Parrish, J. T. 1998. *Interpreting Pre-Quaternary Climate from the Geological Record*. New York: Columbia University Press, 348 pp.

Peppers, R. A., 1964. Spores in strata of Late Pennsylvanian cyclothems in the Illinois Basin. *Ill. State Geol. Surv. Bull.*, 90: 1-89.

Pešek, J., 1998. Genetické typy červených sedimentů (red beds) v limnickém svrchním paleozoiku Českého masivu.

Pešek a kol., 2001. *Geologie a ložiska svrchnopaleozoických limnických pánví České republiky*.

Phillips, T. L. and W. A. DiMichele. 1992. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamps of Euramerica. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 79: 560-588.

Phillips, T. L., R. A. Peppers, M. J. Avčin, and P. F. Laughnan. 1974. Fossil plants and coal: Patterns of change in Pennsylvanian coal swamps of the Illinois Basin. *Science* 184: 1367–1369.

Phillips, T. L., M. J. Avčin, and J.M. Schopf. 1975. Gametophytes and young sporophyte development in *Lepidocarpon*. Botanical Society of America (Corvallis, Oregon), Abstract, p. 23.

Phillips, T. L., R. A. Peppers, and W. A. DiMichele. 1985. Stratigraphic and interregional changes in Pennsylvanian coal swamp vegetation: environmental inferences. *International Journal of Coal Geology* 5, 43–109.

Purkyně, C., 1913. Geologie okresu Plzeňského. Plzeň: Okresní výbor v Plzni. 137 s.

Rice, J., G. W. Rothwell, G. Mapes, and R. H. Mapes. 1996. *Suavitas imbricata* gen. et sp. nov., an anatomically preserved seed analogue of putative lycophyte affinities from Upper Pennsylvanian marine deposits. *American Journal of Botany* 83: 1083–1090.

Rothwell, G. W., and J. S. Pryor. 1991. Developmental dynamics of arborescent lycophytes — apical and lateral growth in *Stigmaria ficoides*. *American Journal of Botany* 78: 1740–1745.

Rowley, D. B., A. Raymond, J. T. Parrish, A. L. Lottes, C. R. Scotese, and A. M. Ziegler. 1985. Carboniferous palaeogeographic, phytogeographic and palaeoclimatic reconstruction. *International Journal of Coal Geology* 5, 7–42.

Schneider, E. L., and S. Carlquist. 2000a. SEM studies on the vessels of heterophyllous species of *Selaginella*. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127: 263–270.

Schneider, E. L., and S. Carlquist. 2000b. SEM studies on vessels of the homophyllous species of *Selaginella*. *International Journal of Plant Sciences* 161: 967–974.

Scott, A. C., and A. R. Hemsley. 1993. The spores of the Dinantian lycopsid cone *Flemingites scottii* from Pettycur, Fife, Scotland. *Special Papers in Palaeontology* 49: 31–41.

Scotese, C. R., A. J. Boucot, and W. S. McKerrow. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences* 28, 99–114.

Smith, A. V. H. and M. Butterworth. 1967. Miospores in the coal seams of the Carboniferous of Great Britain. *Spec. Pap. Palaeontol.*, 1: 1-324.

Snigirevskaya, N. S. 1958. An anatomical study of the leaves (phylloids) of some lycopsids in the Donets Basin coal balls. *Botanicheskii Zhurnal* 43: 106–112.

Stewart, W. N., and G. W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*, 2nd ed. Cambridge University Press, New York. 521 p.

Stubblefield, S. P., and G. W. Rothwell. 1981. Embryogeny and reproductive biology of *Bothrodendrostrobus mundus* (Lycopsida). *American Journal of Botany* 68: 625–634.

Tásler a kol., 1979. *Geologie české části vnitrosudetské pánve*.

Taylor, T. N., and S. D. Brack-Hanes. 1976. *Achlamydocarpon varius* comb. nov.: Morphology and reproductive biology. *American Journal of Botany* 63: 1257–1265.

Taylor, T. N., and D. A. Eggert. 1968. Petrified plants from the Upper Mississippian of North America. II. *Lepidostrobus fayettevillense* sp. n. *American Journal of Botany* 55: 306–313.

Taylor, T. N., and E. L. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 982 p.

Taylor, T. N., and E. L. Taylor. 2009. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Second edition.

Thomas, B. A., 1967. *Ulodendron*: Lindley and Hutton and its cuticle. Ann. Bot. N. S., 31: 775-782.

Thomas, B. A. and Watson, J., 1976. A rediscovered 114-foot *Lepidodendron* from Bolton, Lancashire. Geol. J., 11: 15-20.

Votrubová, O., 1993. Anatomie rostlin.

Wang, Q. 2007. Proposal to conserve the name *Lepidophloios* with that spelling (fossil *Lycopsida*). Taxon 56: 268–269.

Wang, D. - M., S. - G. Hao, and Z. - F. Liu. 2002. Researches on plants from the Lower Devonian Xujiachong Formation in the Qujing District, eastern Yunnan. Acta Geológica Sinica (English Edition) Journal of the Geological Society of China 76: 393–407.

Wang, S. - J., J. Hilton, and B. L. Tian. 2003. A new species of permineralised cardiocarpalean ovule from the Early Permian Taiyuan Formation of northern China. Review of Palaeobotany and Palynology 123: 303–319.

Weiss, F. E. 1902. The vascular branches of stigmarian rootlets. Annals of Botany 16: 560–574.

Wilder, G. J. 1970. Structure of tracheids in three species of *Lycopodium*. American Journal of Botany 57: 1093–1107.

Willard, D. A., 1989a. Source plants for Carboniferous microspores: *Lycospora* from permineralized *Lepidostrobus*. Am. J. Bot., 76: 820-827.

Willard, D. A., 1989b. *Lycospora* from Carboniferous *Lepidostrobus* compressions. Am. J. Bot., 76: 1429-1440.

Willard, D. A., 1990. Palynology of the Springfield coal of the Illinois Basin (Middle Pennsylvanian) with quantitative comparison of spore floras and coal-ball peats and implications for paleoecological studies. Thesis. Univ. Illinois, Urbana-Champaign, IL, 133 pp.

Willard, D. A., 1992. Vegetational patterns in the Springfield coal (Middle Pennsylvanian, Illinois Basin): comparison of miospore and coal-ball records. Geol. Soc. Am. Spec. Pap., in press.

Williamson, W. C. 1887. A monograph on the morphology and histology of *Stigmaria ficoides*. Palaeontological Society Monographs 40: 1–62.

Winston, R. B., 1990. Implications of paleobotany of Pennsylvanian-age coal of the central Appalachian basin for climate and coal-bed development. Geol. Soc. Am. Bull., 102: 1720-1726.

Wnuk, C., 1985. The ontogeny and paleoecology of *Lepidodendron rimosum* and *Lepidodendron bretonense* trees from the Middle Pennsylvanian of the Bernice basin (Sullivan County, Pennsylvania, U.S.A.). Palaeontographica, B, 195: 153-181.

Ziegler, P. A. 1990. Geological atlas of western and central Europe. London: Shell International and Geological Society, 239 pp., 56 enclosures.